

SÉRIE A, n° 1472

N° D'ORDRE :

2338

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Maurice FAVRELLE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA SPERMATOGENÈSE DES PHASMES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 9 mai 1934 devant la Commission d'examen.

MM. ET. RABAUD . . . Président.

GUILLIERMOND . . . } Assesseurs.

LANQUINE . . . }

PARIS

LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS

105, BOULEVARD RASPAIL

LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE

49, BOULEVARD SAINT-MICHEL

1934

SÉRIE A, N° 1472

N° D'ORDRE :

2338

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Maurice FAVRELLE

1^{re} **THÈSE.** — RECHERCHES SUR LA SPERMATOGENÈSE DES PHASMES.

2^e **THÈSE.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le avril 1934 devant la Commission d'examen.

MM. ET. RABAUD . . . *Président.*

GUILLIERMOND . . . } *Assesseurs.*

LANQUINE . . . }

PARIS

LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS

105, BOULEVARD RASPAIL

LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE

49, BOULEVARD SAINT-MICHEL

—
1934

MM.

Doyen honoraire M. MOLLIARD.
Doyen..... C. MAURAIN, Professeur, Physique du globe.

Professeurs honoraire	{	H. LE CHATELIER.	Léon BRILLOUIN.
		H. LEBESGUE.	GOURSAT.
		A. FERNBACH.	WALLERANT.
		A. LEDUC.	GUILLET.
		Émile PICARD.	PÉCHARD.
		Rémy PERRIER.	FREUNDLER.

PROFESSEURS

P. JANET.....	† Électrotechnique générale.	G. BRUHAT.....	Physique.
G. BERTRAND.....	† Chimie biologique.	E. DARNOIS.....	Physique.
M ^{me} P. CURIE..	† Physique générale.	A. DEBIERNE.....	Radioactivité.
M. CAULLERY.....	† Zoologie (Évolution des êtres organisés).	A. DUFOUR.....	† Physique (P. C. N.).
		L. DUNOYER.....	Optique appliquée.
G. URBAIN.....	† Chimie générale.	A. GUILLIERMOND.	† Botanique (P. C. N.).
Émile BOREL.....	† Calcul des probabilités et Physique mathém.	M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.
		L. JOLEAUD.....	Paléontologie.
L. MARCHIS.....	† Aviation.	ROBERT-LÉVY.....	Zoologie.
Jean PERRIN.....	† Chimie physique.	H. MOUTON.....	Chimie physique.
H. ABRAHAM.....	† Physique.	F. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
E. CARTAN.....	† Géométrie supérieure.	Henri VILLAT.....	† Mécanique des fluides et applications.
M. MOLLIARD.....	† Physiologie végétale.		
L. LAPICQUE.....	† Physiologie générale.	Ch. JACOB.....	† Géologie.
E. VESSIOT.....	† Théorie des fonctions et théorie des transformations.	P. PASCAL.....	† Chimie minérale.
		M. FRÉCHET.....	† Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
A. COTTON.....	† Physique.	E. ESCLANGON.....	† Astronomie.
J. DRACH.....	† Analyse supérieure.	M ^{me} RAMART-LUCAS	Chimie organique.
Charles FABRY....	† Physique.	H. BEGHIN.....	† Mécanique physique et expérimentale.
Charles PÉREZ....	† Zoologie.		
Léon BERTRAND ..	† Géologie structurale et géologie appliquée.	FOCH.....	Mécanique expérimentale des fluides.
R. LESPIEAU.....	† Théories chimiques.	PAUTEENIER.....	Physique (P. C. N.).
E. RABAUD.....	† Biologie expérimentale.	De BROGLIE.....	† Théories physiques.
É. BLAISE.....	† Chimie organique.	CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
P. PORTIER.....	† Physiologie comparée.	P. JOB.....	Chimie générale.
P.-A. DANGEARD..	† Botanique.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
V. AUGER.....	† Chimie appliquée.	PRENANT.....	Zoologie.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
Paul MONTEL.....	† Mécanique rationnelle.		
P. WINTREBERT..	† Anatomie et histologie comparées.	BOHN.....	Zoologie (P. C. N.).
		COMBES.....	Sciences natur. (P. C. N.).
L. BLARINGHEM ..	† Botanique.	GARNIER.....	Mécanique rationnelle.
O. DUBOSQ.....	† Biologie maritime.	PÉRÉS.....	Mécanique des fluides.
G. JULIA.....	† Mécanique analytique.	HACKSPILL.....	Chimie (P. C. N.).
G. MAUGUIN.....	† Minéralogie.	LAUGIER.....	Physiologie générale.
A. MICHEL-LÉVY..	Pétrographie.	TOUSSAINT.....	Technique Aéronautique.
H. BÉNARD.....	† Mécanique expérimentale des fluides.	M. CURIE.....	Physique (P. C. N.).
		G. RIBAUD.....	† Hautes températures.
A. DENJOY.....	† Calcul différentiel et calcul intégral.	CHAZY.....	Mathématiques.
L. LUTAUD.....	† Géographie physique et géologie dynamique.	GAULT.....	Chimie (P. C. N.).
Eugène BLOCH....	† Physique théorique et physique céleste.	CROZE.....	Physique.
		DUPONT.....	Chimie (P. C. N.).
		LANQUINE.....	Géologie (S. P. C. N.).

Secrétaire..... A. PACAUD.

Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK.



A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE

A MA MÈRE

A LA MÉMOIRE DU DOCTEUR S. VAN OYE

MON ANCIEN MAÎTRE



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES
sur la
SPERMATOGENÈSE des PHASMES
Mâles d'origine bisexuée.

(Avec 3 planches et 134 figures dans le texte).

INTRODUCTION

1. — Objet du travail.

Alors que la spermatogenèse des *Acrididæ* et des *Tettigoniidæ* a fait l'objet de travaux nombreux et importants, celle des Phasmes reste encore presque inconnue, malgré le grand intérêt biologique qui s'attache à ce groupe. Les dimensions plus faibles de leurs cellules, le nombre généralement plus élevé de leurs chromosomes et surtout la rareté du matériel rendent, en effet, leur étude cytologique moins aisée que celle des autres Orthoptères.

Ces difficultés sont encore accrues par les variations qui gênent la détermination des espèces et par la fréquence de la parthénogenèse ; celle-ci a en effet été observée dans toutes les espèces étudiées ; il devenait par suite nécessaire, pour éviter tout risque de travailler sur des individus de constitution chromosomique anormale, de connaître l'origine, la généalogie du matériel utilisé. C'est aussi la raison de la restriction ajoutée au titre de ce travail.

Ces recherches ont été exécutées sous la direction du Père CAPPE de BAILLON qui a bien voulu me proposer le sujet, mettre à ma disposition les Phasmes qu'il élève depuis de longues années et me

faire profiter de sa grande expérience ; qu'il reçoive ici l'assurance de ma profonde reconnaissance.

Je tiens à exprimer ma sincère gratitude à M. le Professeur RABAUD qui m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de cette thèse ; je le remercie, ainsi que M. le Professeur CAULLERY, de la bienveillance avec laquelle ils ont contribué à en faciliter l'exécution.

Le cordial accueil reçu au Laboratoire d'Entomologie du Museum me fait un agréable devoir de remercier aussi M. le Professeur JEANNEL, M. BERLAND, ainsi que M. CHOPARD qui a mis à ma disposition les Phyllies élevées au Vivarium.

A part cette dernière espèce, tous les Phasmes étudiés proviennent du Bengale et du Maduré. Leur élevage n'a été possible que grâce aux envois de deux missionnaires : le R. P. ANGLADE et le P. THEISEN S. J. ; qu'il me soit permis de leur témoigner ici ma gratitude et de rendre hommage à leur dévouement désintéressé.

2. — État de la question.

Les premières indications sur la spermatogenèse des Phasmes ont été données en 1885 par CARNOY, dans son travail d'ensemble sur la cytodierèse chez les Arthropodes. Les phénomènes de la méiose étaient à cette époque presque complètement inconnus, et l'auteur décrit simplement quelques aspects du noyau des gamètes en formation dans une espèce qu'il nomme *Bacillus linearis*.

En 1901, de SINÉTY, dans ses recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes, consacre un chapitre à « des questions spermatogénétiques d'après les principales familles d'Orthoptères ». Il y étudie avec soin *Leptynia attenuata* Pant., en signalant brièvement quelques observations faites sur *Menexenus obtusespinosus* Br. et *Dixippus morosus* Br. « très sommairement explorés » (l. c., p. 104). La date de ce travail indique à elle seule qu'il demande à être révisé et confronté avec tout ce que l'on a appris depuis lors sur les phénomènes de réduction. Mais surtout, on peut se demander si l'auteur avait affaire à de véritables mâles et non pas plutôt à des individus anormaux ayant par suite de leur origine parthénogénétique une spermatogenèse plus ou moins aberrante ; cela semble très probable au moins pour le *Dixippus morosus*.

La même question se pose à plus forte raison à propos des deux

notes de PEHANI (1924 et 1925) sur deux mâles de *Carausius morosus*, notes d'ailleurs très succinctes et relatives à un matériel dont l'auteur ne cache pas le mauvais état.

Seuls, les travaux de JORDAN (1908_a et _b) échappent à ce doute fondamental. Cet auteur étudie en détail les transformations nucléaires et, plus spécialement, l'évolution de l'hétérochromosome au cours de la spermatogenèse d'un Phasme de la tribu des *Phibalosomini* : *Aplopus mayeri* Caud. (1). Si un certain nombre de ses interprétations sont à modifier, l'ensemble des observations contenues dans ses mémoires ne peuvent qu'être confirmées.

3. — Espèces étudiées.

I. — AREOLATÆ :

Phyllini : *Phyllium bioculatum* Gray.

II. — ANAREOLATÆ :

Glitumnini : *Phobæticus sinetyi* Br.

Lonchodini : *Menexenus semiarmatus* Westw.

Carausius juvenilis Br.

Greenia (= *Carausius*) *rotundato-lobatus*
Br.

Necrosciini : *Parasosibia parva* Redt.

Sipyloidea panætius Westw.

4. — Techniques.

A. — Techniques histologiques.

L'étude du *noyau* a été faite principalement sur des coupes de testicules fixés au Flemming faible et après coloration à l'hématoxyline au fer ; des frottis ont été faits soit par la même méthode, soit par fixation au Bouin-Allen et coloration à l'hémalum-orange G. Pour obvier au manque de spécificité de ces colorations, la méthode de Feulgen-Rossenbeck pour la détection histochimique de la

(1) BURMEISTER (1839) a voulu rendre à ce nom de genre son orthographe étymologique : *Haplopus* ; mais les règles de la nomenclature forcent à conserver la dénomination primitive telle qu'elle a été écrite par GRAY (1835).

nucléine a été appliquée selon les indications de VERNE (1927) avec coloration secondaire au Vert Lumière.

Pour l'étude du chondriome, les pièces ont été fixées soit au Helly postchromé suivant les modifications successives de Dietrich et Parat, soit au Benoit (B. O. S. U.); la coloration d'Altmann a été effectuée avec les modifications de Volkonsky et de Hollande.

Des imprégnations ont été faites à l'argent (méthodes de Cajal et de da Fano), et à l'osmium (techniques de Mann-Kopsch et de Champy-Nassonov).

Enfin des observations vitales ont été effectuées directement et après coloration au rouge neutre et au vert Janus ⁽¹⁾.

B. — Dessins.

Sauf indication contraire, les dessins ont été faits avec la chambre claire, l'objectif apochromatique 120 $\times$ et l'oculaire 30 $\times$ de Zeiss, le tube porte-oculaire étant complètement tiré et le papier placé sur la table. Réduits de 2/10 environ pour l'impression, ils correspondent donc à un grossissement approximatif de 5.500 diamètres. Les figures les plus difficiles ont été interprétées à l'aide de l'objectif 150 $\times$ de Seibert.

5. — Plan du travail.

Ce travail comprendra trois parties :

I. — *Etude du noyau ; méiose.*

1. Analyse de la spermatogenèse.
2. Comparaison des espèces et discussions.

II. — *Etude des éléments cytoplasmiques ; spermiogenèse.*

1. Analyse de la spermiogenèse.
2. Comparaison des espèces et discussions.

III. — *Comparaison avec la spermatogenèse des autres Orthoptères.*

Comme les changements nucléaires au cours de la spermiogenèse sont intimement liés à ceux du cytoplasme, ils seront étudiés ensemble dans la deuxième partie.

(¹) Durant un séjour au Laboratoire d'Anatomie et d'Histologie comparées de la Sorbonne, où M. le Professeur WINTREBERT m'a accueilli avec bienveillance, le Docteur M. PARAT m'a fait profiter de sa grande expérience des techniques cytoplasmiques ; qu'ils veuillent bien trouver ici tous deux le témoignage de ma reconnaissance.

Les discussions indiquées dans le plan renfermeront les éléments de solution que les observations faites sur les Phasmes permettent d'apporter à certains problèmes plus généraux de cytologie. Ne prendront place dans l'étude analytique que les comparaisons nécessaires avec les travaux antérieurs sur des points plus spéciaux.

6. — Termes employés pour désigner les stades.

Les nombreux auteurs qui ont étudié les phénomènes de réduction dans les divers groupes animaux et végétaux, désignent souvent par des noms différents des stades semblables ou, au contraire, emploient le même terme pour des stades divers ou du moins diversement limités. C'est pourquoi il a paru nécessaire, au début de ce travail, de définir les appellations données aux principales phases de la méiose; ces définitions sont pour la plupart conformes à celles de BÉLAR (1928) et de GUILLIERMOND, MANGENOT et PLANTEFOL (1933).

Pour le stade *leptotène*, il n'y a pas de difficulté de nom; depuis de WINIWARTER, on appelle ainsi le premier temps bien caractérisé de la période d'accroissement: celui où la chromatine est disposée en filaments grêles et simples. C'est le stade « *e* » de WILSON (1925), le *Knaüelstadium* de DEPDOLLA (1927).

Le stade *zygotène* de GRÉGOIRE est caractérisé par l'accolement des filaments chromatiques deux à deux (stade « *f*² » de WILSON).

Le nom d'*amphitène* (JANSENS), pris souvent comme synonyme du précédent, peut être, avec BÉLAR, réservé au moment où les filaments ne sont pas encore complètement couplés, de sorte qu'ils apparaissent simples ou doubles selon les endroits.

Au stade *pachytène* (de WINIWARTER) les filaments devenus très épais paraissent de nouveau simples (stade « *g*¹ » de WILSON).

Puis les filaments redeviennent nettement doubles (« *g*² »); s'ils ne sont pas enroulés l'un autour de l'autre, ils sont dits en *diploène* (de WINIWARTER); s'ils le sont, comme c'est le cas général, ils sont dits en *strepsitène* (DIXON).

Pendant une période plus ou moins longue des stades précédents, les filaments chromatiques sont polarisés; tous dirigent au moins une de leurs extrémités vers une même région de la surface nucléaire; c'est le phénomène de la *centrotaxie* qui donne souvent au noyau la forme dite « *en bouquet* » (EISEN).

La contraction de tous les éléments chromatiques sera désignée par le nom de *synizesis* (MAC-CLUNG), préférable au terme de synapsis employé dans ce sens par bon nombre d'auteurs, mais indiquant aussi dans beaucoup de travaux surtout français et anglais, la conjugaison des chromosomes.

Le mot *diacinèse* (HAECKER) exprime le mouvement des groupes chromatiques préluant immédiatement à la première division de maturation.

Ces groupes eux-mêmes seront désignés, avant leur condensation en tétrades, sous le nom de *gemini* de préférence à celui de « spirèmes » qui prête à amphibologie.

Décembre 1933.

PREMIÈRE PARTIE

ÉVOLUTION DU NOYAU DURANT LA MÉIOSE

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE DES ESPÈCES

Les espèces qui font l'objet de ce travail ne seront pas étudiées en suivant l'ordre de la classification actuelle. La spermatogenèse sera d'abord décrite en détail chez le *Phobæticus sinetyi*, choisi comme type, malgré quelques caractères spéciaux, à cause de la netteté de son hétérochromosome. Les autres espèces seront ensuite passées en revue, en commençant par celles qui ont le plus grand nombre de chromosomes.

Chez toutes, la structure du testicule est conforme à la description donnée par de SINÉTY (1901*b*). Comme chez la plupart des Orthoptères, la division de la gonade en cystes dont toutes les cellules sont à peu près au même stade, et la sériation médio-latérale et antéro-postérieure des cystes facilitent beaucoup la reconstitution de l'histoire des gamètes.

I. — *PHOBÆTICUS SINETYI* Br.

(*Clitumnini*).

1. — Spermatogonies secondaires.

A. — *Noyaux au repos.*

Les noyaux intercinétiques des spermatogonies secondaires, fig. 1, ont leur chromatine disposée en un réseau irrégulier avec des empâtements peu prononcés ; rien n'y rappelle une formation par caryomérîtes distincts correspondant chacun à un chromosome et pro-

duisant par leur groupement le réseau d'ensemble. Cette absence de vacuolisations indépendantes est d'autant plus intéressante à signaler qu'il s'agit d'une espèce des pays chauds : en effet, KOWALSKI (1924), rappelant qu'EPHRUSSI avait obtenu la formation de caryomérites dans les œufs d'Oursins en les soumettant à des températures élevées, constatait aussi que, d'une manière générale, de telles formations étaient beaucoup plus nettes et plus fréquentes dans les espèces d'Orthoptères des régions chaudes. L'exemple des Phasmes ne corrobore pas cette vue, à moins d'admettre que les conditions d'élevage aient modifié la catachromase.

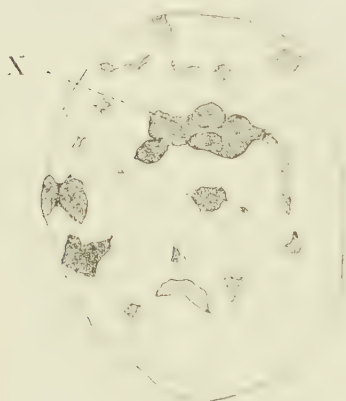


Fig. 1. — *Phobaticus sinetyi*. — Spermatogonie secondaire au repos.



Fig. 2. — *Phobaticus sinetyi*. — Prophase spermatogoniale X = Hétérochromosome.

Dès ce stade, l'hétérochromosome, qui restera très nettement distinct durant toute la spermatogénèse, se colore plus intensément que le réseau nucléaire ; il apparaît souvent à ce moment comme un amas muriforme ou un peu allongé de grains agglomérés, fig. 1, X.

B. — *Dernières divisions spermatogoniales.*

a) *Prophase.* — A la prophase, la chromatine se condense en blocs ou cordons d'abord irréguliers, noueux, réunis par des tractus peu colorables ; puis le nombre de ces anastomoses diminue tandis que les chromosomes perdent leurs aspérités ; plusieurs de ceux-ci ont à ce stade la forme de rubans sinueux, fig. 2.

L'hétérochromosome, allongé et appliqué à la surface du noyau, est coloré inégalement, parfois même presque vacuolisé par endroits ; puis il se condense et prend la forme courbe, fig. 2, qu'il aura en métaphase ; il est, dès maintenant, en majeure partie plus pâle que les autosomes ; peut-être faut-il rapprocher son aspect des fentes prophasiques décrites par de nombreux auteurs, en particulier, chez les Orthoptères, par KOWALSKI (1924) et ROBERTSON (1931a). On peut trouver aussi dans les autosomes de légères indications de



Fig. 3. — *Phobæticus sinetyi*. — Métaphase spermatogoniale.



Fig. 4. — *Phobæticus sinetyi*. — Diverses formes de l'hétérochromosome au même stade.

telles fentes, mais rien de comparable à ces spires chromatiques serrées apparaissant dans des vésicules, que MOUR (1919b) a décrites chez *Locusta viridissima*.

b) *Métaphase*. — Les chromosomes condensés forment une plaque équatoriale légèrement allongée, fig. 3 et Pl. I, fig. 2 ; il devient alors possible de les compter : la comparaison de toutes les plaques étudiées permet d'établir le nombre de 50 autosomes ; ceux-ci ont la forme de globules arrondis ou de courts bâtonnets ; 23 environ, les plus grands, sont disposés radiairement sur le pourtour de la plaque ; ceux du centre sont un peu espacés. Tout à fait à la périphérie, se trouve l'hétérochromosome, plus pâle, à peu près deux fois et demi plus long que les plus grands autosomes ; ses bords sont parallèles, lisses ; sa forme, parfois en J ou en C, fig. 4, est plus habituellement en S à courbures inégales, avec le som-

met de la petite courbure dirigé vers la plaque, fig. 3. De profil, le fuseau apparaît très court, presque rond entre les grains centrosomiques bien indiqués, fig. 5.

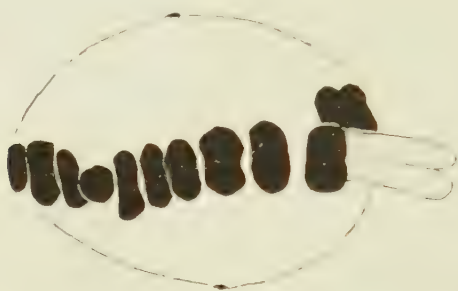


Fig. 5. — *Phobeticus sinetyi*. — Métaphase spermatogoniale vue de profil

Les autosomes s'étirent et se divisent par étranglement. L'hétérochromosome se transforme, sa grande courbure se redressant en ligne droite perpendiculairement à l'axe du fuseau et faisant saillie dans le cytoplasme ; en même temps, sa division commence par l'extrémité de cette longue branche, fig. 6 *a* et *b*, puis elle se mani-

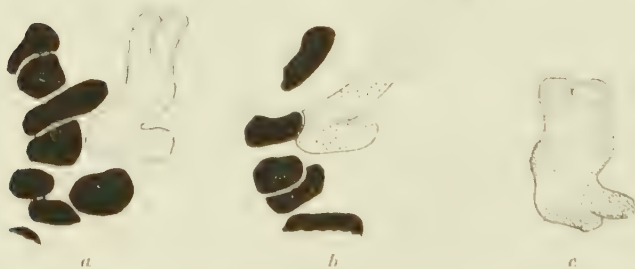


Fig. 6. — *Phobeticus sinetyi*. — Scission de l'hétérochromosome en fin de métaphase.

feste à l'autre extrémité, fig. 6 *c* ; la fente se propage alors à partir des deux bouts vers le point de courbure qui est aussi le point d'insertion de l'hétérochromosome sur le fuseau.

c) Anaphase. — Un peu plus tard, l'écartement anaphasique des hétérochromosomes-fils commencera au contraire, selon la règle

générale, par le point de courbure pour s'achever à l'extrémité de la branche la plus longue, fig. 7. Scission et écartement s'effectuent donc en sens inverse.



Fig. 7. — *Phobeticus sinetyi*. — Anaphase spermatogonale.

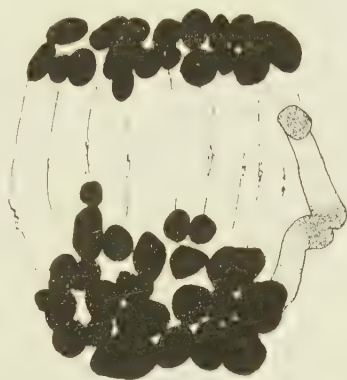


Fig. 8. — *Phobeticus sinetyi*. — Retard d'un hétérochromosome en anaphase.

Au moment où cette division de l'hétérochromosome s'achève, les plaques anaphasiques sont bien écartées et la portion du fuseau



Fig. 9. — *Phobeticus sinetyi*. — Fin d'anaphase spermatogonale.

comprise entre elles, le *Stemmkörper* de BÉLAR, s'est considérablement allongée. Parfois, l'adhérence des extrémités distales des hétérochromosomes-fils est telle que l'un des deux, retenu par l'autre, reste entièrement en retard sur les autosomes et que le tassement polaire se produit avant que la division de l'hétéro soit complète, fig. 8. Mais ordinairement, on voit en fin d'anaphase, les deux plaques très distinctes et les branches tendues des deux hétérochromosomes occupant toute la longueur de l'écartement, fig. 9.

d) *Télophase et reconstitution du noyau*. — Les autosomes subissent alors le tassement polaire sans aucune indication de vacuolisation ; puis les hétérochromosomes rejoignent chacun un pôle ; le *Stemmkörper* se rétrécit tandis qu'une plaque cellulaire apparaît en son milieu, fig. 10.

Après ce tassement, les noyaux fils reprennent la forme globuleuse du repos. Les autosomes s'écartent un peu les uns des autres en restant unis par des anastomoses ; on distingue très bien l'hétérochromosome, courbé et allongé à la surface du noyau, mais il ne forme pas de vésicule spéciale, comme il en a été décrit chez divers

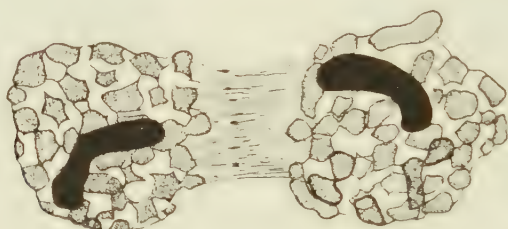


Fig. 10. — *Phobeticus sinelyi*. — Télophase spermatogoniale.

Orthoptères (SUTTON, 1900 ; DAVIS, 1908 ; WENRICH, 1916 ; MOHR, 1919). Plus court que pendant la division, il présente maintenant la même coloration que les autosomes ; tout se passe donc comme si, au rebours des autres chromosomes, l'hétéro subissait pendant la mitose une hydratation, pour se condenser en télophase. Quoi qu'il en soit, au cours des stades ultérieurs, l'hétérochromosome présentera presque constamment une coloration spéciale.

2. — Période d'accroissement.

A. — *Préleptotène*.

Le noyau se dilate alors ; les blocs de chromatine continuent à s'écarter, ils sont bien espacés, inégaux, unis par de fins tractus ; on trouve ce stade dans les cystes mêmes qui contiennent les télophases, sans qu'il y ait de stade intermédiaire réticulé, quiescent, correspondant au *resting-stage* de WILSON. L'hétérochromosome

est encore superficiel, allongé, donnant aussi naissance à des anastomoses, fig. 11.

Progressivement les blocs chromatiques s'étirent le long des tractus, la chromatine se répartit plus également.

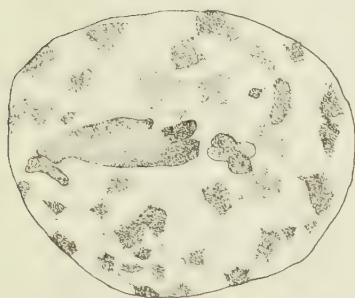


Fig. 11. — *Phobæticus sinetyi*. — Noyau au stade préleptotène.

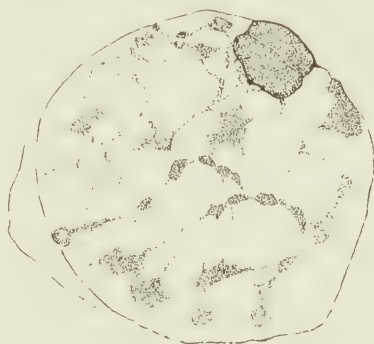


Fig. 12. — *Phobæticus sinetyi*. — Première indication de la centrotaxie.

B. — *Leptotène*.

On passe ainsi des blocs aux filaments fins, enchevêtrés, caractéristiques du stade leptotène. L'hétérochromosome, subissant encore une variation inverse de celle des autosomes, se contracte en une masse globuleuse et, en même temps, commence à apparaître subdivisé ; à partir de ce stade, il sera presque toujours « double ».

Dès ce moment, on constate une certaine orientation des filaments. La figure 12 montre ce début de polarisation pour deux filaments, alors que d'autres éléments ont encore la forme massive ; cette figure suggère bien l'idée qu'il s'agit là de deux chromosomes homologues qui se rapprochent et vont s'accoler en parasyndèse. La première indication de la centrotaxie peut donc être décelée au début du stade leptotène.

Pendant que la polarisation des filaments, dont le nombre ne peut être compté, se poursuit, et pendant l'accrolement des filaments, donc durant le passage au stade zygotène, le noyau apparaît presque toujours contracté ; les préparations montrent de nombreuses cellules dont le noyau est à moitié vide, toute la chromatine étant

condensée dans une hémisphère ; souvent on y distingue encore des portions de filaments courbés, mais parfois la concentration est poussée à son comble et le noyau est occupé à demi par un gros globule coloré par l'hématoxyline. C'est le synizesis classique ; la question de la valeur à attribuer à cet aspect sera traitée plus loin.

C. — *Zygotène*.

Dans un certain nombre de cellules en synizesis, les portions de filaments visibles sont doubles ; le stade zygotène est donc atteint.



Fig. 13. — *Phobeticus sinetji*. — Synizesis.



Fig. 14. — *Phobeticus sinetji*. — Aspects divers de l'hétérochromosome au même stade.

A ce moment, la concentration de la chromatine a pour effet de mettre bien en évidence l'hétérochromosome ; celui-ci, rigide, à bords lisses bien nets, a l'une de ses extrémités dirigée vers le pôle d'attraction dans la masse condensée ; mais à l'autre bout, il vient faire saillie dans la moitié claire du noyau. Sa nature double se manifeste très nettement à cette extrémité où les deux composants s'écartent souvent en forme de lyre, fig. 13 et 14 ; ils sont d'ailleurs parfois distincts sur toute leur longueur.

D. — *Pachytène*.

La fusion des constituants de chaque couple chromatique s'effectue bientôt ; les filaments sont alors simples mais épais. C'est à ce moment, fin du stade zygotène, début de pachytène, que la centrotaxie, la disposition « en bouquet » est le plus accentuée. Une observation attentive permet de dire que certains filaments ne diri-



Fig. 15. — *Phobarticus sinetyi*. —
Stade pachytène.



Fig. 16. — *Phobarticus sinetyi*. —
Strepsitène.

gent qu'une de leurs extrémités vers le pôle d'attraction, l'autre se terminant librement ; ils ne forment donc pas toujours d'anses proprement dites ; par contre, d'autres filaments, y compris les plus petits, autant que leur groupement dans la même région nucléaire permet de les suivre, sont disposés en fer à cheval, en boucles aux extrémités rapprochées, fig. 15.

L'hétérochromosome, raccourci, reste droit et orienté comme au stade précédent.

E. — *Strepsitène*.

La nature double des éléments chromatiques réapparaît bientôt, les granules des constituants de chaque groupe sont disposés parallèlement. La centrotaxie disparaît peu à peu ; on ne constate pas

de vrai stade diplotène, de moment où l'on voit les filaments à la fois dispersés et formés de deux éléments parallèles. Dès que la polarisation a disparu, on trouve les figures classiques de *crossing-over*, avec l'entrecroisement des éléments d'un même couple, caractéristique du strepsitène. La figure 16 montre un noyau à ce stade : on y remarque la courbure fréquente des *geminis* en U et leur quadripartition visible parfois à leurs extrémités : c'est la seule indication qu'on ait de la présence d'une fente longitudinale secondaire. Ici encore les filaments sont trop serrés et trop nombreux pour qu'on puisse les compter exactement. L'hétérochromosome, pendant ce temps, se condense pour recommencer bientôt à s'allonger et se montre de plus en plus nettement formé de deux parties accolées mais non entrecroisées.

F. — *Repos postsyndétique.*

Tandis que dans la majorité des cas connus, les *geminis* du strepsitène donnent directement les tétrades qui entrent en diacinèse, il s'interpose ici une période de quiescence qui avait déjà intrigué de SINÉTY (1901_b) et JORDAN (1908).

En effet, les fentes qui divisent les couples de filaments s'accroissent par endroits ; entre ceux-ci des anastomoses se forment, en sorte que le noyau reprend un aspect réticulé avec des empâtements qui, assez volumineux au début, se réduisent peu à peu ; parfois on continue à voir quelques paires de granules accolés ; la colorabilité du noyau s'affaiblit progressivement. C'est le *diffuse-stage* (stade « h ») de WILSON, la *postsyndetische Interphase* de BÉLAR, fig. 17.

Quant à l'hétérochromosome, il continue à fixer énergiquement l'hématoxyline ; il s'allonge énormément, encerclant parfois le noyau comme d'une demi ceinture ; souvent les deux parties qui le constituent se disjoignent par places et il prend des formes très variées de V largement ouverts, d'anneaux ou de boucles, fig. 17 et 18. La Pl. II, fig. 8 donne l'aspect d'un cyste dont les cellules sont à ce stade ; on y remarque les configurations variées de cet élément.

On pourrait peut-être se demander s'il s'agit bien de l'hétérochromosome, d'autant plus qu'à ce moment, il prend très intensément la fuchsine dans la coloration d'Altmann, mais la réaction positive de Feulgen-Rossenbeck ne laisse aucun doute sur sa nature.

Cet état de repos apparent du noyau doit se prolonger assez longtemps si l'on en juge par le nombre élevé de cellules à ce stade. Vers la fin de ce repos, l'hétérochromosome redevient globuleux ; la colorabilité du réseau nucléaire augmente. Puis tout le noyau se contracte ; cette contraction, que la fixation accentue probablement, mais qui est toujours moins prononcée que celle du synizesis, correspond à la *second contraction*, stade « i » de WILSON.



Fig. 17. — *Phobeticus sinetyi*. — Repos postsyndétique.



Fig. 18. — *Phobeticus sinetyi*. — Diverses formes de l'hétérochromosome au même stade.

3. — Divisions de maturation.

A. — *Diacinèse*.

Dans le noyau qui se dilate, les *gemini* réapparaissent alors, d'abord confus, longs et enchevêtrés ; puis ils se raccourcissent progressivement, leur condensation les rend plus colorables, fig. 19 ; ils s'isolent complètement les uns des autres suivant les processus classiques qui aboutissent aux tétrades en diacinèse, début de la première division de maturation.

La membrane nucléaire disparaît alors ; un fuseau très lâche se

constitue entre deux centrosomes en forme d'accent circonflexe, fig. 19 et 21. Les *gemi* sont encore disposés sans ordre ; leurs divers aspects rappellent beaucoup ceux des autres Orthoptères et en particulier ceux que ROBERTSON a décrits chez les *Tettigidae* (1931_a). C'est pourquoi, bien que leurs dimensions et leur nombre les rendent ici moins favorables à une étude suivie des fentes pri-

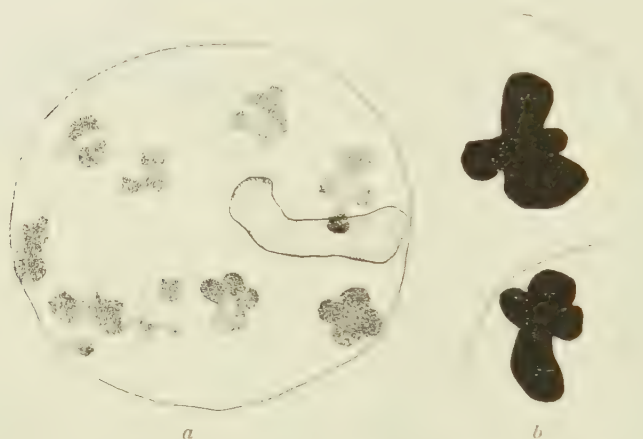


Fig. 19. — *Phobæticus sinetyi*. — *a*, Noyau au début de la diacynèse ;
b, autres formes de l'hétérochromosome au même stade.

maire et secondaire, on peut cependant les désigner aussi sous le nom de tétrades.

Les formes en croix, ou staurosomes, sont fréquentes et, comme leurs bras longitudinaux sont souvent plus longs que les transversaux, on passe ainsi aux tétrades en forme d'hélices d'avions, aux extrémités renflées et gauchies, puis aux formes de massue et de bâtonnet, fig. 20. Les *gemi* les plus courts donnent des tétrades massives dont la constitution quadruple est manifeste. Plus rares sont les formes en fer à cheval et les anneaux simples fermés, fig. 21 ; ces derniers en particulier sont beaucoup moins fréquents et ont une lumière beaucoup plus réduite que chez les *Acrididae*.

Pendant ce temps, l'hétérochromosome, dont la colorabilité continue à présenter des variations inverses de celle des autosomes, est devenu moins chromatique ; il s'allonge un peu en un ruban plus ou moins arqué, parfois tout à fait en U, parfois même en

croix, fig. 19 *b*; puis il se condense en un bloc grisâtre situé d'abord à l'équateur du fuseau; mais très tôt il reprend la forme d'U et se rapproche, avec son point de courbure en avant, d'un pôle, bien antérieurement à la division des tétrades, fig. 22.

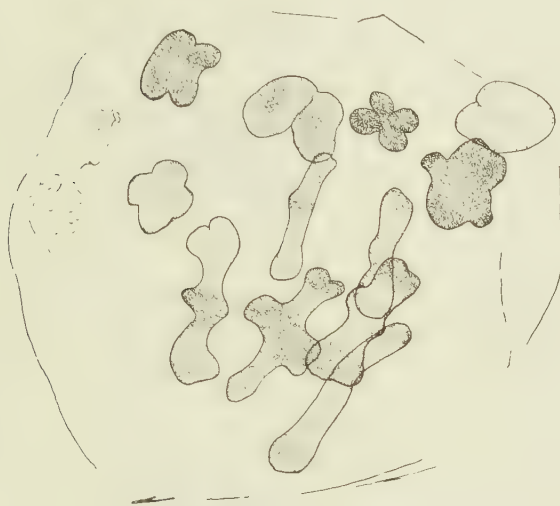


Fig. 20. — *Phobæticus sinetyi*. — Diacinèse montrant les formes principales de tétrades.



Fig. 21. — *Phobæticus sinetyi*. — Autres formes de tétrades : massue, fer à cheval, anneau.

B. — *Première division.*

Le fuseau achève de se constituer; les tétrades, de plus en plus condensées en staurosomes courts ou en bâtonnets, se rangent à l'équateur; les unes après les autres, elles s'étranglent en haltères, fig. 22. Ces métaphases, en vue polaire, permettent de compter les éléments chromatiques: on trouve alors le nombre haploïde normal de 25, non compris l'hétérochromosome. La division s'effectuant par étirement, les dyades qui se séparent restent longtemps unies par un tractus ou par deux tractus parallèles qui manifestent leur constitution double; puis les plaques anaphasiques s'écartent; l'une d'elles rejoint et peut même dépasser l'hétérochromosome, fig. 23. Dans les dyades ainsi formées, aucune fente n'annonce, à

ce moment, la seconde division, tandis que l'hétérochromosome est souvent nettement subdivisé.

Le tassement polaire télophasique s'effectue normalement ; une plaque cellulaire apparaît à l'équateur du fuseau et les membranes nucléaires se reconstituent.

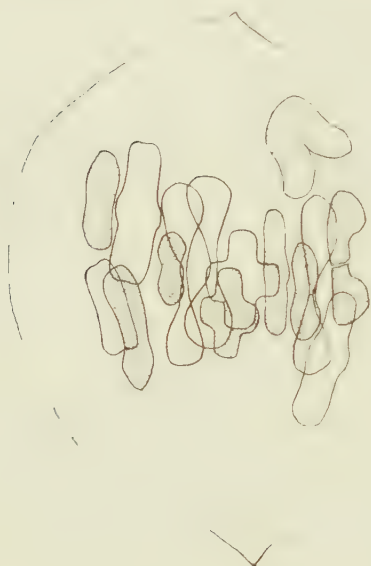


Fig. 22. — *Phobastiscus sinetgi*. — Première division de maturation ; vue de profil.



Fig. 23. — *Phobastiscus sinetgi*. — Première division de maturation ; fin d'anaphase

C. — *Spermatocytes de second ordre.*

Dans le noyau quiescent des spermatocytes de second ordre ainsi constitués, la chromatine est disposée en blocs écartés les uns des autres, mais réunis par de fines anastomoses ; les uns sont dépourvus d'hétérochromosome, fig. 24 ; dans les autres, celui-ci est bien reconnaissable, sous la forme d'une baguette appliquée à la surface du noyau, tel qu'il était après les divisions spermatogoniales, fig. 25.

Ce retour du noyau au repos à ce moment de la spermatogenèse est loin d'être général chez les animaux ; souvent les deux divisions

se succèdent sans interruption ; ici, non seulement il y a une intercinèse, mais elle se prolonge suffisamment pour que les dyades changent de forme et s'anastomosent.



Fig. 24. — *Phobeticus sinetyi*. — Spermatocyte de second ordre dépourvu d'hétérochromosome.

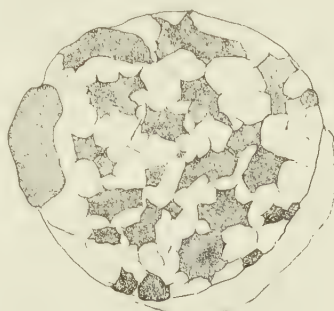


Fig. 25. — *Phobeticus sinetyi*. — Spermatocyte de second ordre avec hétérochromosome.

D. — *Seconde division.*

Bientôt, les chromosomes se condensent à nouveau, leurs anastomoses disparaissent, la membrane nucléaire se résorbe ; une



Fig. 26. — *Phobeticus sinetyi*. — Plaque équatoriale de la seconde division de maturation.



Fig. 27. — *Phobeticus sinetyi*. — Diverses formes de l'hétérochromosome à ce moment.

plaque équatoriale se constitue, où il est facile de retrouver le nombre haploïde, fig. 26 ; dans les cellules qui renferment un hétérochromosome, celui-ci est placé à la périphérie, pâle, courbé en U

ou en C, avec le point de courbure tourné vers la plaque, fig. 26 et 27. Aux pôles du fuseau, les centrosomes ont la forme de courts bâtonnets tangentiels.

En anaphase, l'hétérochromosome a repris la forme et la place qu'il avait au même moment dans la spermatogonie; la taille réduite du fuseau rend encore plus frappant son retard sur les

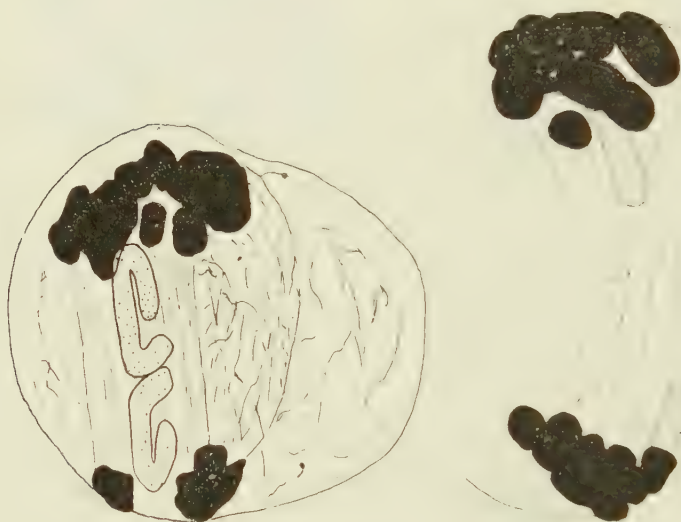


Fig. 28. — *Phobastiscus sinetzi*. — Seconde division de maturation, fin d'anaphase.

Fig. 29. — *Phobastiscus sinetzi*. — Tassem ent polaire.

autosomes; ceux-ci se tassent déjà près des pôles, alors que les hétérochromosomes-fils adhèrent toujours l'un à l'autre par une portion assez étendue de leur branche la plus longue, fig. 28. Après leur séparation, le *Stemmkörper* s'allonge encore et les hétérochromosomes s'incorporent aux masses télophasiques tout en restant reconnaissables, fig. 29.

E. — *Spermatides*.

L'achèvement de la division donne naissance aux spermatides; dans chacune, les masses chromatiques sont d'abord groupées dans la moitié du noyau correspondant au pôle de l'ancien fuseau; dans les cellules où il est présent, on distingue l'hétérochromosome sous

la forme de bâtonnet qu'il revêt ordinairement après les divisions, fig. 30. Du côté opposé, la membrane nucléaire reste légèrement concave et le noyau lui-même est simplement traversé par de fins tractus. Bientôt, le noyau redevient sphérique; les blocs chromatiques s'y répartissent à peu près également. Il est alors facile de reconnaître les deux sortes de spermatides, avec et sans hétérochromosome, fig. 31 et 32. Ce dernier, qui occupe une position centrale, est devenu globuleux; il est remarquable que, malgré la

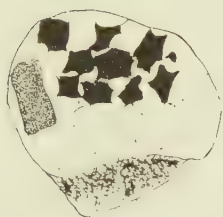


Fig. 30. — *Phobæticus sinetyi*. — Spermatide nouvellement formée.



Fig. 31. — *Phobæticus sinetyi*. — Spermatide avec hétérochromosome.



Fig. 32. — *Phobæticussinetyi*. — Spermatide sans hétérochromosome.

taille de cet élément, les noyaux qui le renferment ne sont pas plus volumineux que les autres.

Peu à peu, les masses chromatiques se fusionneront, fixant de moins en moins énergiquement l'hématoxyline; ce colorant ne mettra plus en évidence, en dehors de l'hétérochromosome, qu'une rangée de granules appliqués sous la membrane nucléaire, fig. 104; et, cette différenciation s'accroissant au cours de la spermiogenèse, toute la masse nucléaire deviendra homogène et peu colorable, fig. 105, jusqu'à son allongement et la condensation définitive de la tête du spermatozoïde. Ces dernières transformations, liées à celles du cytoplasme, seront précisées dans la deuxième partie de ce travail.

Conclusions de l'étude du Phobæticus sinetyi.

En résumé, l'étude du *Phobæticus sinetyi* montre un processus de spermatogenèse qui rentre facilement dans le cadre des méioses classiques; mais dès maintenant, on peut noter spécialement :

1. Le nombre de chromosomes (51) beaucoup plus élevé que dans les espèces étudiées par de SINÉTY (*Leptynia* = 36) et par JORDAN (35).

2. La présence d'un hétérochromosome très grand et toujours reconnaissable.

3. L'absence de tout nucléole plasmatique durant la méiose.

4. L'existence d'un repos postsyndétique.

5. La forme en accent circonflexe du centrosome à la première division de maturation.

De tous ces caractères, un certain nombre se retrouveront dans les autres espèces étudiées ; d'autres au contraire montreront d'importantes modifications.

II. — *PARASOSIBIA PARVA* Redt. (*Necrosiini*).

Il serait inutile et fastidieux de reprendre en détail la spermatogénèse de toutes les espèces étudiées ; il suffit de noter à propos de chacune d'elles les points principaux par lesquels elle se distingue du type choisi, ou, au contraire, ceux sur lesquels elle permet de faire plus de lumière. Comme il a été dit au début de ce travail, c'est à cause de son nombre élevé de chromosomes que *Parasosibia* sera étudié d'abord.

Ce qui frappe de suite lorsqu'après avoir étudié le *Phobaticus*, on examine les coupes transversales de testicule de cette espèce, c'est d'une part, un amincissement brusque de la portion médiale renfermant les spermatogonies, et, de l'autre, la disposition extrêmement régulière des cystes ; c'est, à ce point de vue, l'espèce étudiée qui permet le plus facilement la sériation des stades. Par contre, les dimensions réduites des cellules rendent plus difficile l'interprétation des figures chromatiques.

1. — Spermatogonies.

Au repos, le réseau nucléaire est très peu colorable, mais on y distingue ordinairement deux ou trois masses chromatiques correspondant à un ou deux nucléoles plasmatiques et à l'hétérochromo-

some. Celui-ci est constitué, plus nettement encore que chez le *Phobeticus*, par des grains agglomérés, soit en rosette, soit, dans les cellules plus âgées, sur deux rangées parallèles ou légèrement écartées en V, fig. 33 et 34.



Fig. 33. — *Parasosibia parva*. — Spermatogonie au repos.



Fig. 34. — *Parasosibia parva*. — Autre forme de l'hétérochromosome au même stade.

Les plaques équatoriales des spermatogonies, fig. 35 et Pl. I, fig. 1, sont constituées, comme dans l'espèce précédente, d'autosomes tous simples, en globules ou en bâtonnets ; mais ici, le nombre total de chromosomes est de 53 au lieu de 51, et surtout, la



Fig. 35. — *Parasosibia parva*. — Métaphase spermatogoniale.

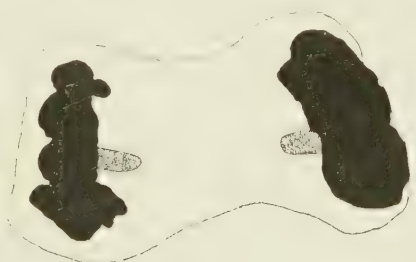


Fig. 36. — *Parasosibia parva*. — Spermatogonie secondaire, fin d'anaphase.

différence la plus frappante est l'absence de coloration et de forme spéciales désignant de suite l'hétérochromosome ; celui-ci est l'un des plus grands bâtonnets, placé, comme les autres, radiairement à la périphérie de la plaque ; dans la plupart des métaphases, on le distingue à ce que son extrémité distale est un peu renflée en massue, la scission, qui commence par ce bout, étant très précoce.

Malgré le nombre plus élevé des chromosomes, on peut remarquer que le diamètre de la plaque est plus court que dans le *Phobasticus*, les éléments étant plus serrés et, dans l'ensemble, plus petits. Bien que de taille réduite, l'hétérochromosome est pourtant légèrement en retard sur les autosomes en anaphase, fig. 36.

2. — Période d'accroissement.

L'apparition plus tardive du synizesis facilite l'étude de l'établissement de la centrotaxie : la figure 37 montre l'aspect d'un noyau à ce moment : on y remarque la direction convergente des filaments chromatiques vers un pôle dans la moitié du noyau, le reste étant



Fig. 37. — *Parasosibia parva*. — *a*, début de la centrotaxie ; *b*, autre forme de l'hétérochromosome à ce stade.

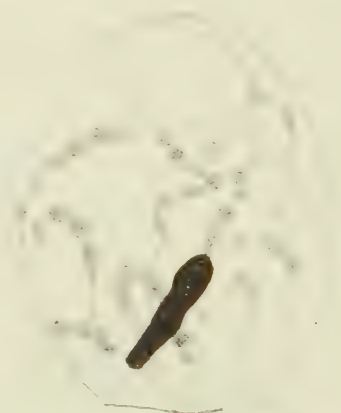


Fig. 38. — *Parasosibia parva*. — Stade pachytène.

encore occupé par un réseau peu distinct. On y voit aussi très nettement l'hétérochromosome fortement coloré : d'abord globuleux, il se polarise lui aussi, dirigeant l'une de ses extrémités, très effilée, vers le pôle d'attraction, l'autre bout restant renflé. A ce stade, on le trouve souvent divisé longitudinalement dans sa portion effilée ; il reprend alors la forme qu'il avait parfois dans la spermatogonie (comparer les figures 37 *a* et 34) sans toutefois présenter le même aspect granuleux. Cette forme rappelle aussi les figures de l'hétérochromosome de *Locusta viridissima* au même stade, d'après MOHR (1919, Pl. XXII, fig. 91-98). Cet auteur interprète cette forme comme une courbure, une *Konflection* de l'hétérochromosome, cour-

bure qui serait tout à fait comparable à celle que subissent en même temps les autosomes. L'examen des cellules de *Parasosibia* à ce stade, le rapprochement avec les spermatogonies indiquent plutôt ici un dédoublement ; cette idée s'impose davantage encore si l'on se rappelle la subdivision bien nette que l'hétéro montrait chez le *Phobaeticus* à ce moment, fig. 13 et 14.

Le synzesis qui se produit alors est peu accentué ; il n'aboutit pas à la fusion complète des chromosomes. Les figures de pachytène que l'on rencontre dans les cystes voisins, montrent des anse^s très nettes, aussi bien les petites, serrées les unes contre les autres,



Fig. 39. — *Parasosibia parva*. — Repos postsyndétique.



Fig. 40. — *Parasosibia parva*. — Diverses formes de l'hétérochromosome à ce stade.

que les grandes qui semblent soutenir la membrane nucléaire du côté opposé au pôle d'attraction. L'hétérochromosome conserve sa position et sa forme antérieures : peut-être est-il seulement un peu moins effilé, fig. 38.

Il se condense au début du stade strepsitène ; celui-ci est très confus à cause du nombre des *gemini* et des dimensions restreintes des cellules.

Pendant le repos postsyndétique qui suit et qui est, ici encore, très prolongé, l'hétérochromosome reste vivement colorable ; il ne dessine pas les figures si frappantes que l'on trouvait chez le *Phobaeticus*, mais il revêt cependant des formes variées : bâtonnet, V, massue, anneau ; assez souvent sa nature double se manifeste clairement, fig. 39 et 40.

3. — Divisions de maturation.

L'aspect des tétrades en diacinèse est moins varié que dans l'espèce précédente; elles sont petites, en croix courtes ou en bâtonnets, fig. 41. Le fuseau s'établit entre deux centrosomes en forme

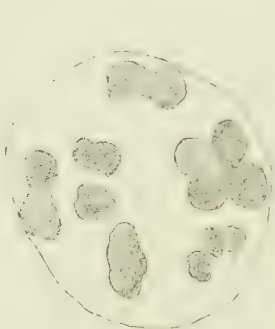


Fig. 41. — *Parasosibia parva*. —
Tétrades en diacinèse.

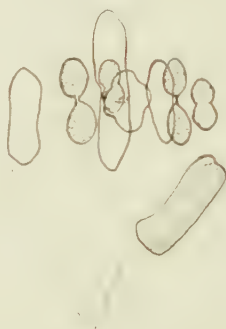


Fig. 42. — *Parasosibia parva*. —
— Première division de maturation.

de granule ou de court trait d'union. Après s'être rangées et condensées à l'équateur, les tétrades se divisent par étirement et étranglement. Dans les cas favorables on peut compter 26 masses



Fig. 43. — *Parasosibia parva*. — Première division de maturation;
fin d'anaphase.

chromatiques en dehors de l'hétérochromosome; celui-ci, moins coloré que les tétrades, conserve sa forme de bâtonnet droit; il fait partie un moment de la plaque équatoriale; on peut y observer l'indication d'une fente longitudinale; bien avant la division des tétrades, il se dirige vers l'un des pôles en restant droit et en s'insérant sur le fuseau par un bout (insertion télomitique), fig. 42.

Malgré son avance, il est, comme chez le *Phobeticus*, rejoint et dépassé par la plaque anaphasique correspondante, fig. 43 ; mais, à ce moment, il est ordinairement très nettement subdivisé : la fente longitudinale s'étant accentuée en son milieu, ses deux constituants ne sont plus en contact que par leurs extrémités.



Fig. 44. — *Parasosibia parva*. — Début de l'intercinèse de maturation.

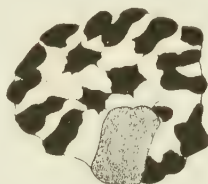


Fig. 45. — *Parasosibia parva*. — Stade plus avancé de l'intercinèse.

C'est sous cette forme qu'il passe dans le noyau au repos, fig. 44. Au début de l'intercinèse, il reste en dehors de la membrane

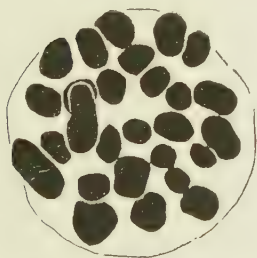


Fig. 46. — *Parasosibia parva*. — Seconde division de maturation ; métaphase.



Fig. 47. — *Parasosibia parva*. — Fin d'anaphase.

nucléaire, mais ensuite, ses deux moitiés s'accolent à nouveau et il prend sa position habituelle, courbé à la surface du noyau, fig. 45.

Au début de la seconde division, les dyades apparaissent déjà nettement étranglées en leur milieu ; la plaque équatoriale qu'elles constituent met bien en évidence le nombre haploïde de 26 éléments dans les cellules qui ne renferment pas d'hétérochromosome, fig. 46 ;

celui-ci, quand il est présent, se reconnaît aisément à sa taille plus allongée.

A l'anaphase, sa division se prolonge et il reste nettement en retard sur les autosomes, fig. 47.

Dans la suite, le noyau subit une évolution semblable à celle du *Phobasticus* au même stade.

Conclusions.

Parmi les caractères spéciaux que présente la spermatogenèse de *Parasosibia parva*, il importe de souligner :

1. La forme simple de tous ses chromosomes ;
2. Le nombre de 53 chromosomes dans les cellules diploïdes ;
3. L'aspect de l'hétérochromosome, toujours droit et simple, ce qui n'a été retrouvé dans aucune des autres espèces étudiées.

III. — *MENEXENUS SEMIARMATUS* Westw.

(Lonchodini).

Parmi les espèces de Phasmes étudiées par de SINÉTY (1901_b), figure le *Menevenus obtusespinosus* ; l'auteur lui consacre d'ailleurs peu de place, se contentant de signaler l'existence d'un repos du noyau après la formation des *gemini*, et le comportement du « chromosome spécial » au cours de la seconde division de maturation. Il ne parle pas de la formule chromosomique. Ces quelques renseignements suffisent cependant pour qu'on puisse dire que l'espèce étudiée s'en distingue nettement.

1. — Divisions spermatogoniales ; formule diploïde.

Les plaques équatoriales des divisions spermatogoniales de *Menevenus semiarmatus* renferment 45 chromosomes, mais malgré la réduction de ce nombre par rapport aux espèces précédentes, la numération y est beaucoup plus difficile pour deux raisons principales :

Tout d'abord, la largeur de la plaque varie d'un cyste à l'autre, d'un individu à l'autre (comparer la figure 48 et la Pl. I, fig. 3), la longueur du plus grand diamètre peut varier dans des proportions allant de 7 à 10 ; or, dans les plaques de petite dimension, les chromosomes tassés se recouvrent les uns les autres ; dans les figures plus étendues, et en particulier chez les larves ⁽¹⁾, les chromosomes eux-mêmes sont allongés et sinueux, plus ou moins entrecroisés.

De plus, il y a bien, comme dans les espèces déjà étudiées, un



Fig. 48. — *Menexenus semiarmatus*. — Spermatogonie secondaire de larve, métaphase.



Fig. 49. — Diverses formes de l'hétérochromosome au même stade.

certain nombre d'autosomes globuleux ou en bâtonnets ; mais il y en a toujours aussi d'autres courbés, en U ou en J ; les plus petits se trouvent au centre de la plaque ; les grands, à la périphérie avec leur point de courbure dirigé vers le centre. En bordure de la plaque, on voit un chromosome courbé, souvent en J, fig. 48, parfois avec les branches tout à fait écartées, ou au contraire en U, fig. 49. C'est l'hétérochromosome qui ne présente pas ici de colorabilité spéciale. Le nombre de 45 n'a été reconnu qu'après examen d'un grand nombre de préparations, et, malgré les difficultés d'observation, il peut être considéré comme établi.

⁽¹⁾ On sait depuis de SINÉTY (1901) que « chez les Phasmes, même aux premiers stades, le testicule est abondamment envahi par des cystes de spermatogonies secondaires » (*l. c.*, p. 93).

A l'anaphase, les hétérochromosomes sont reconnaissables à leur léger retard sur les autosomes ; on voit de plus à ce moment que

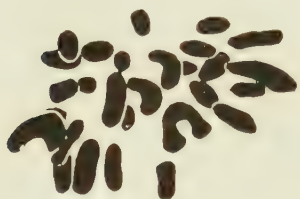


Fig. 50. — *Menexenus semiarmatus*. — Spermatogonie, plaque anaphasique.

ces derniers n'ont plus tous, comme dans les précédentes espèces, une insertion terminale : certains conservent la forme d'U ; ils ont leur point de courbure dirigé vers le pôle dont ils se rapprochent, fig. 50 ; leur insertion sur le fuseau est donc médiane ou plutôt non-terminale, « atélomittique ».

2. — Période d'accroissement.

Les stades qui suivent immédiatement les dernières divisions spermatogoniales sont tout à fait semblables à ceux du *Phobeticus*.

Mais le synzesis, qui se produit à la fin du leptotène, est peu prononcé, laissant voir les filaments grêles ; l'hétérochromosome, à ce moment, ressemble à celui du *Parasosibia* : droit, avec une extrémité effilée dirigée vers le pôle d'attraction, l'autre arrondie, souvent subdivisée.

Les stades zygotène et pachy-

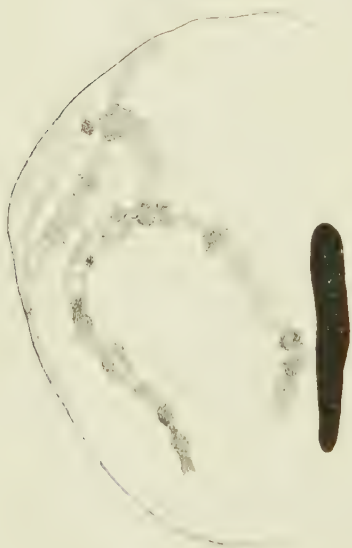


Fig. 51. — *Menexenus semiarmatus*.

Quelques filaments chromatiques à la fin du stade zygotène.



Fig. 52. — *Menexenus semiarmatus*. — Second contraction.

tène sont très caractérisés ; on peut y voir, côte à côte, des filaments dressés avec une extrémité libre et d'autres courbés en anses ; dans

ces derniers, on peut aussi remarquer que l'accrolement et la soudure des deux filaments de chaque couple sont toujours plus avancés aux extrémités qu'au point de courbure, fig. 51. Pendant ce temps, l'hétérochromosome se condense un peu et, au diplotène, il est presque toujours globuleux ; il reste tel jusqu'à la fin de l'interphase postsyndétique ; toutefois, pendant ce dernier stade qui, par ailleurs, se prolonge moins que dans les espèces déjà étudiées, sa fente longitudinale devient plus manifeste.

Les figures de *second contraction* sont particulièrement belles dans le *Menexenus* ; on y voit un peloton de gros filaments serrés mais non fusionnés ; et, sur le côté, bien distinct, l'hétérochromosome, fig. 52.

3. — Divisions de maturation.

Les tétrades, dans l'ensemble, sont petites ; les staurosomes sont rares et massifs ; les formes les plus fréquentes sont les bâtonnets et les V ; on trouve aussi des anneaux fermés, fig. 53.



Fig. 53. — *Menexenus semiarmatus*. — Diverses formes de tétrades.



Fig. 54. — *Menexenus semiarmatus*. — Première division de maturation.

Au moment de la division, la plupart des éléments s'étranglent simplement, fig. 54 ; mais on rencontre, pour la première fois, des dyades à insertion atélomitique : leurs deux branches étant inéga-

les, la division et l'écartement de la plus courte sont achevés bien avant ceux de l'autre ; on obtient ainsi des figures d'abord en E, puis la petite barre de l'EE, formée par les portions encore soudées, se réduit peu à peu ; on passe alors aux figures dessinant deux L unis par l'extrémité de leur branche méridienne, fig. 54 et 55. Un étranglement marque souvent le point d'insertion de chaque dyade sur le fuseau.

Dès le début de l'anaphase, les dyades montrent souvent des indications très nettes de leur future division. Quant à l'hétérochromosome, il a, comme d'ordinaire, précédé les autosomes à un pôle : il s'y trouve, courbé en U, peu coloré, fig. 54, et souvent subdivisé.

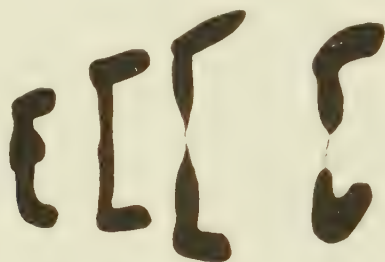


Fig. 55. — *Menexenus semiarmatus*. — Aspects successifs des dyades atélomitiques à l'anaphase de la première division de maturation.

A propos du *Menexenus obtusispinosus*, de SINÉTY (1901_b) signale qu'à ce moment, le chromosome spécial est « quelquefois « placé excentriquement et isolé... tandis que, d'autres fois, il semble formé d'une masse indivise qui tend à se mettre en relation « par une partie atténuée... », par un « prolongement filiforme », avec un autosome (*l. c.*, p. 112-113). Malgré des recherches attentives, il n'a pas été possible de retrouver dans l'espèce étudiée ici un comportement analogue de l'hétérochromosome qui est toujours bien séparé des autres.

Il faut noter par contre que, dans les cystes même qui renferment des figures de mitose ou des spermatocytes avancés, on trouve parfois, dans cette espèce, des cellules diploïdes ou même polyploïdes.

Durant le repos intercinétique, un véritable réseau nucléaire se reconstitue, incluant ou non un hétérochromosome, fig. 56.

Les plaques équatoriales de la seconde division ont une disposi-

tion très régulière : on y trouve 20 dyades simples et 3 en U, ces dernières placées sur le pourtour ; quand l'hétérochromosome s'y ajoute, on le voit à la périphérie, courbé aussi en U ou en J, fig. 57.

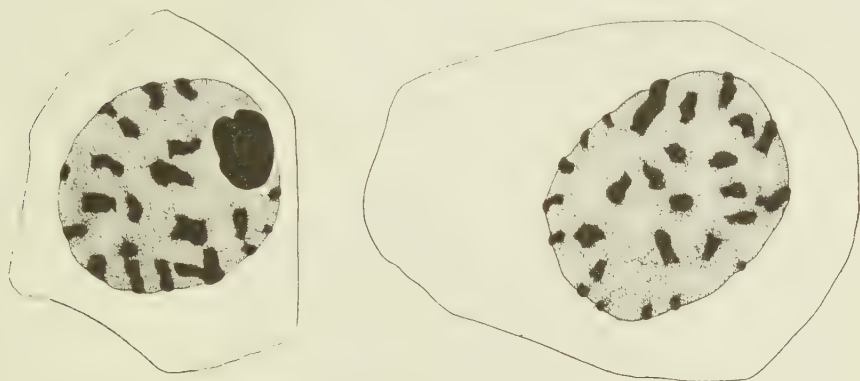


Fig. 56. — *Menexenus semiarmatus*. — Spermatocytes de second ordre, avec et sans hétérochromosome.

La constance de cette nouvelle forme de dyade indique qu'il ne s'agit plus ici d'une courbure occasionnelle des chromosomes, mais



Fig. 57. — *Menexenus semiarmatus*. — Seconde division de maturation ; Plaques équatoriales avec et sans hétérochromosome.

de formes spéciales correspondant à des modes d'insertion propres.

La forme d'U se manifeste d'ailleurs encore en anaphase. Au tassement polaire enfin, les autosomes s'agglomèrent en une masse très dense, d'où font saillie les deux branches de l'hétérochromosome que leur coloration grisâtre rend bien distinctes, fig. 58.

L'hétérochromosome garde sa forme courbée jusque pendant les premières transformations de la spermatide, fig. 59.

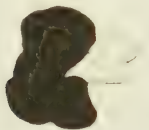


Fig. 58. — *Menexenus semiarmatus*.
— Seconde division de maturation ; tassement polaire avec les deux branches saillantes de l'hétérochromosome.



Fig. 59. — *Menexenus semiarmatus*.
— Spermatide jeune avec hétérochromosome encore courbé.

Conclusions.

Les caractères spéciaux les plus importants de la spermatogenèse de *Menexenus semiarmatus* sont :

1. Le nombre total de 45 chromosomes.
2. L'allongement et la courbure fréquente des chromosomes.
3. La présence d'autosomes à insertion atélomitique, manifestée surtout au début de l'anaphase de la première cinèse de maturation et dans la plaque équatoriale de la seconde.

IV. — *CARAUSIUS JUVENILIS* Br. (*Lonchodini*).

Comme exemple du genre *Carausius*, cette espèce a été choisie de préférence à d'autres plus connues, à cause de sa détermination plus sûre, et de son mode de reproduction habituellement sexuée : ce qui permet de décrire avec plus de certitude la spermatogenèse normale d'une bonne espèce.

Bien que, comme dans le *Menexenus semiarmatus*, la sériation des cystes y soit moins régulière que dans les autres espèces étudiées, et qu'on y trouve aussi des plaques diploïdes parmi les spermatocytes, il est facile de reconnaître ici les différents temps de la méiose ; cette espèce a, de plus, l'intérêt de présenter parfois un comportement particulier de l'hétérochromosome au cours de la seconde division de maturation.

1. — Divisions spermatogoniales; formule diploïde.

Les plaques équatoriales des dernières divisions spermatogoniales sont d'un type beaucoup plus uniforme que chez le *Menevenus semiarmatus*. Le nombre total de chromosomes y est de 41, fig. 60 et Pl. I, fig. 4. L'hétérochromosome, toujours à la périphérie, s'y reconnaît facilement, malgré l'absence de coloration spéciale, à sa forme en U à branches courtes et égales. Quant aux autosomes,



Fig. 60. — *Carausius juvenilis*. — Métaphase spermatogonale.

ils sont en bâtonnets plus ou moins longs; certains de ceux qui sont placés sur le pourtour de la plaque sont parfois courbés, mais cette disposition est loin d'être constante. L'anaphase ne met d'ailleurs pas en évidence d'insertion non terminale; on n'y constate pas non plus de retard de l'hétérochromosome.

2. — Période d'accroissement.

Après un synizesis assez accentué, on voit, au stade zygotène, à la fois des anses et des filaments dressés, cependant que l'hétérochromosome est droit, souvent double, avec l'extrémité polarisée effilée.

Le strepsitène est très net; on y trouve des filaments entrecroisés, courbés, avec une extrémité souvent manifestement quadripartite. Les deux constituants de chaque *gemin*i peuvent s'écarter, soit au milieu, soit aux bouts; la figure 61 montre des exemples de ces deux cas réalisés côte à côte.

L'interphase postsyndétique est très courte; la proportion des cellules à ce stade est beaucoup moins élevée que dans le *Phobasticus* par exemple. L'hétérochromosome y est massif, avec une indi-

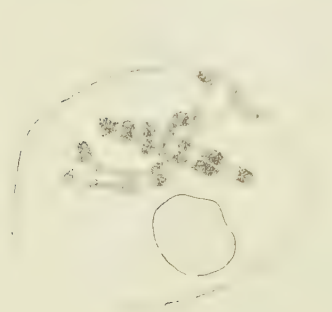


Fig. 61. — *Carausius juvenilis*. — Exemples de *geminii*.



Fig. 62. — *Carausius juvenilis*. — Diverses formes de tétrades.

cation plus ou moins prononcée de son dédoublement; parfois pourtant, il est étiré.

3. — Divisions de maturation.

Les figures de tétrades, bien que serrées, sont belles; on y trouve des formes de bâtonnets, d'haltères ou, fréquemment, de V et d'hélices, fig. 62. Le fuseau de la première division s'établit entre deux centrosomes granuleux. L'hétérochromosome, grisâtre, est massif au moment où il est placé



Fig. 63. — *Carausius juvenilis*. — Première division de maturation; anaphase.



Fig. 64. — *Carausius juvenilis*. — Seconde division de maturation; métaphase.

à l'équateur ; mais il reprend sa forme d'U pour se rapprocher d'un pôle pendant que les autres éléments chromatiques s'étranglent, fig. 63. Il est alors nettement subdivisé.

Après l'intercinèse, la seconde division commence, présentant de belles plaques haploïdes de 20 ou 21 éléments, fig. 64. L'hétérochromosome y est toujours courbé en U. Il se divise rapidement et ne présente pas, ici non plus, de retard anaphasique sur les autosomes. La formation et l'évolution des spermatides s'effectuent ensuite normalement.

4. — Non-disjonction de l'hétérochromosome.

A. — *Faits observés.*

En dehors des cas où l'hétérochromosome évolue ainsi selon le mode habituel, on peut rencontrer dans des préparations provenant



Fig. 65. — *Carausius juvenilis*. — a, Anaphase de la première division de maturation ; hétérochromosome presque complètement subdivisé ; b, aspects de l'hétérochromosome de plusieurs cellules au même moment.

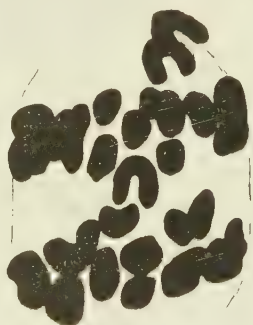


Fig. 66. — *Carausius juvenilis*. — Même stade, l'hétérochromosome est complètement divisé.

d'individus différents, des cellules où son comportement est atypique ; cette évolution exceptionnelle ne paraît être d'ailleurs que l'exagération d'un processus normal.

Presque toujours, en effet, l'hétérochromosome, à l'anaphase de la première division de maturation, est nettement subdivisé par une fente longitudinale. Or, assez souvent, chez le *Carausius juvenilis*, cette fente s'accroît, les deux moitiés s'écartent l'une de l'autre, Pl. II, fig. 9 ; on les voit alors, fréquemment, unies par une seule

de leurs extrémités et dessinant par suite un V à branches courbes, fig. 65, aspect tout différent de l'U, typique épais et court, de la fig. 63.

Dans quelques cellules, assez rares il est vrai, ce processus est encore accentué : la division de l'hétérochromosome est complète. La fig. 66 représente une de ces cellules : on y voit, à la place habituelle, les deux hétérochromosomes, côte à côte, mais bien distincts.

Leur séparation complète subsiste-t-elle pendant l'intercinèse ? Il est difficile de l'affirmer d'après l'observation directe : les formes grêles, allongées, que l'on peut trouver à ce moment, pourraient en

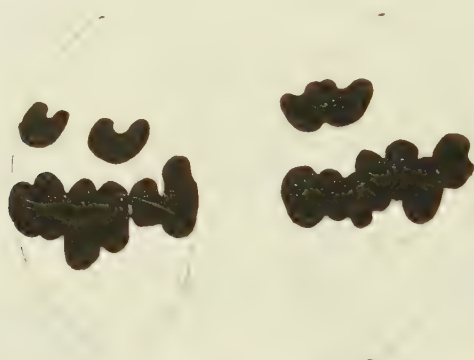


Fig. 67. — *Carausius juvenilis*. — Seconde division de maturation : métaphase avec deux hétérochromosomes en position atypique.

effet être interprétées comme un simple étirement dû à la quiescence.

En tous cas, on retrouve, à la seconde division, les deux hétérochromosomes, épaissis, toujours courbés, situés près d'un pôle, alors que les autres dyades sont déjà en plaque équatoriale. Mais au lieu d'être orientés comme dans la première division, ils ont leurs extrémités dirigées vers le pôle voisin. Le sens de leur déplacement est donc inverse : ils se dirigent avec du retard vers l'équateur, fig. 67. La figure 10 de la planche II reproduit cet aspect, autant que peut le rendre la photographie d'éléments dont toutes les portions ne sont pas dans le même plan.

En effet, lorsque la division des dyades est accomplie, on trouve entre les plaques anaphasiques deux éléments courbés en U et demeurant au milieu du *Steemkörper*, fig. 68. Ils échappent donc

au mouvement anaphasique et, au moment du tassement polaire, on les retrouve encore au même endroit.

Lorsque le cytoplasme, à son tour, se sera divisé, il pourra se faire que les deux hétérochromosomes soient laissés du même côté de la membrane ; et, de fait, dans certaines spermatides très jeunes observées au moment où la division vient de s'achever, on voit à

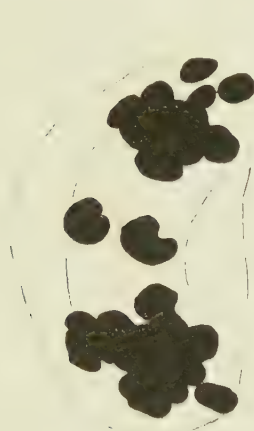


Fig. 68. — *Carausius juvenilis*. — Seconde division de maturation : anaphase avec les hétérochromosomes en position atypique.



Fig. 69. — *Carausius juvenilis*. — Stade un peu plus avancé de la division montrant encore les hétérochromosomes entre les plaques chromatiques.



Fig. 70. — *Carausius juvenilis*. — Noyau télophasique de la seconde division ; les hétérochromosomes sont encore distincts.

côté de la masse des autosomes, deux éléments chromatiques condensés, encore un peu courbés, correspondant bien aux hétérochromosomes, fig. 70.

L'interprétation la plus satisfaisante que l'on puisse donner de cette série de figures est qu'il se produit ici une division précoce de l'hétérochromosome, aboutissant à une véritable non-disjonction de ces éléments à la seconde division.

B. — Conséquences théoriques de la non-disjonction.

Outre l'intérêt d'un tel phénomène pour l'analyse du mécanisme de la mitose, question qui sera abordée plus loin, son importance biologique et génétique doit être très grande. Alors que, normale-

ment, la moitié des spermatides renferment un hétérochromosome, et les autres, aucun, la non-disjonction a pour premier effet d'augmenter le nombre des cellules dépourvues d'hétéro. puisque chacun des spermatocytes où elle se produit donne trois spermatides sans hétérochromosome au lieu de deux : elle doit donc augmenter la proportion des mâles dans la descendance. De plus et surtout, elle produit une troisième sorte de spermatides, pourvues de deux hétérochromosomes. Si un spermatozoïde de cette sorte peut arriver à féconder un ovule normal, il doit provoquer l'apparition d'individus



Fig. 71. — Schéma montrant le comportement de l'hétérochromosome dans le cas habituel et dans le cas de non-disjonction observé chez *Carausius juvenilis*.

nouveaux à trois hétérochromosomes. Aucune prévision théorique sur la proportion de ces variations génétiques ne peut être tentée, car cette proportion dépend du nombre de cellules où se produit la non-disjonction, ce qu'il n'est pas possible d'établir avec une approximation suffisante.

Le schéma de la figure 71 résume l'histoire de l'hétérochromosome dans le cas de non-disjonction comparé au cas normal.

C. — Comparaison avec les cas déjà connus de non-disjonction.

Dans la littérature de cette question, aucun cas semblable à celui du *Carausius juvenilis* n'a été décrit ; les deux plus classiques non-disjonctions des chromosomes sexuels d'animaux sont ceux de

BRIDGES (1913) et de WILSON (1909); il faut y ajouter les observations de SEILER (1921) sur un Psychide, *Talæoporia tubulosa* où parfois les deux chromosomes X ne passent ni l'un ni l'autre dans les noyaux des spermatocytes de second ordre.

BRIDGES, par les méthodes génétiques, a établi la non-disjonction de la paire XY dans les ovules de *Drosophiles*. Il a vérifié ensuite par l'analyse cytologique, que certains individus possédaient trois hétérochromosomes, mais il n'a pas observé le mécanisme même de la non-disjonction.

WILSON, chez un Rhynchote, le *Metapodius*, décrit un processus beaucoup plus voisin de celui du *Carausius juvenilis*, puisqu'il s'agit aussi des divisions de maturation spermatogénétique; il en diffère cependant puisque cette non-disjonction s'effectue par un manque de division d'une paire de chromosomes XY. Ici, elle est causée par une scission trop précoce d'un hétérochromosome unique. WILSON n'a pas décrit les conséquences génétiques de cette division anormale.

Les élevages en cours du *Carausius juvenilis* permettront peut-être de retrouver dans la descendance les effets des processus anormaux décelés par la cytologie (1).

Conclusions de l'étude du Carausius juvenilis.

L'espèce qui vient d'être étudiée se distingue des autres par :

1. La formule diploïde de 41 chromosomes.
2. La forme de son hétérochromosome en U épais et court.
3. La fréquence de la division précoce de l'hétérochromosome au cours de la première division de maturation.
4. La non-disjonction occasionnelle des hétérochromosomes-fils à la seconde division de maturation.

(1) Cette non-disjonction n'a évidemment aucun rapport avec celle que NACHTSHEIM (1923) et PEHANI (1924) ont induite de leurs observations génétiques; ces auteurs supposent que les hétérochromosomes de la femelle peuvent ne pas se disjoindre dans l'ovocyte, et expliquent ainsi l'apparition de mâles d'origine parthénogénétique.

V. — *PHYLLIUM BIOCULATUM* Gray.
(*Phyllini*).

Outre leur origine différente, les *Phyllium* se distinguent de toutes les autres espèces étudiées, au point de vue systématique : ils appartiennent à une autre sous-famille, celle des *Areolatae*. L'aspect extérieur, bien connu, qui a valu son nom à ce genre, est aussi tout différent de celui des *walking Sticks* que sont les autres.



Fig. 72. — *Phyllium bioculatum* — Métaphase spermatogoniale

Il était intéressant de voir si des différences analogues se rencontraient aussi dans la spermatogénèse.

1. — Dernières divisions spermatogoniales.

Le rang attribué au *Phyllium* dans ce travail, rang basé sur le nombre des chromosomes, montre déjà qu'à ce point de vue, il prend place dans la série formée par les autres espèces. En effet, les plaques équatoriales des spermatogonies secondaires permettent de dénombrer 33 chromosomes, fig. 72 et Pl. I, fig. 5. Ceux-ci, plus volumineux que dans les espèces précédentes, sont globuleux ou un peu allongés ; assez souvent un, quelquefois deux autosomes périphériques sont courbés, plutôt réniformes qu'en U. L'hétérochromosome, à sa place habituelle, revêt ordinairement une forme

voisine de celle qu'il avait chez le *Phobastiscus sinetyi*, forme d'un J dont la grande branche serait coudée, Pl. I, fig. 5 ; quelquefois pourtant, il est en C. Il ne prend pas à ce moment de coloration spéciale.

En anaphase, son insertion subterminale devient manifeste et, comme sa division est en retard sur celle des autosomes, on voit

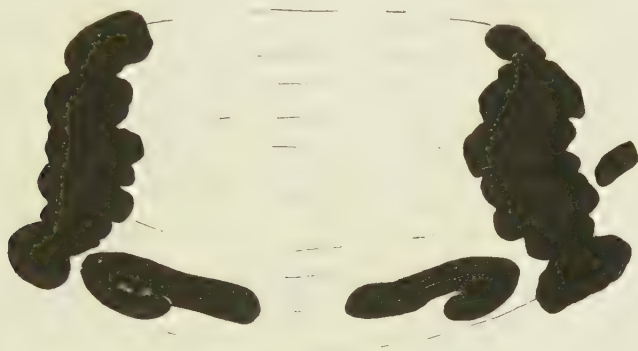


Fig. 73. — *Phyllium bioculatum*. — Fin d'anaphase des dernières divisions spermatogoniales.

alors entre les plaques anaphasiques qui commencent à se tasser près des pôles, les hétérochromosomes-fils dessinant deux J opposés, fig. 73.

2. — Période d'accroissement.

A. — *Préleptotène*.

Le stade préleptotène présente des caractères différents de celui de l'espèce prise comme type et se prête à une analyse plus approfondie. Après la télophase des dernières divisions spermatogoniales, les blocs chromatiques, écartés les uns des autres, restant bien individualisés, se disposent à la périphérie du noyau dont l'intérieur semble vide. Chacun d'eux prend un aspect granuleux et donne naissance, sur tout son pourtour, à des prolongements étoilés, dendritiformes, qui vont s'anastomoser par des tractus peu colorés avec ceux des blocs voisins. Parmi eux, on en distingue un,

plus homogène, plus coloré et nettement délimité, c'est l'hétérochromosome, fig. 74.

Cet aspect de la cellule correspond à peu près à celui que MOUR (1919_b) a décrit chez *Locusta viridissima* et représenté par sa figure 61. Chez la Phyllie, les blocs sont pourtant encore plus écartés et l'hétérochromosome, plus distinct. C'est le stade *c* de WILSON (1925), son *prochromosome-stage*. Pas plus que chez *Locusta*, il n'y a ici de stade réticulé intercalé entre les divisions spermatogoniales et ce stade. Dans la suite, au contraire, les éléments chroma-

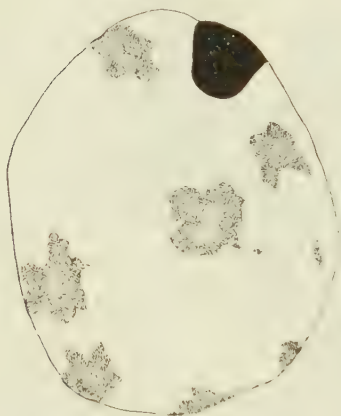


Fig. 74. — *Phyllium bioculatum*. — Début du préleptotène ; stade *c*.



Fig. 75. — *Phyllium bioculatum*. — Préleptotène, fin du stade *c* de WILSON.

tiques perdent leur individualité ; on voit d'abord les grains se localiser à la périphérie de chaque masse, fig. 75, puis progressivement aboutir à constituer dans le noyau, dont le fond devient lui-même souvent grisâtre, un peloton de filaments fins et serrés, de coloration irrégulière ; seul, l'hétérochromosome reste distinct et devient même plus globuleux. Ce processus est encore tout à fait comparable à celui qu'a décrit MOUR ; c'est le stade *d*, l'*unravelling-stage* de WILSON.

B. — Stades ultérieurs.

Les filaments se polarisent et, sans qu'il y ait de vrai synizesis, on passe ainsi aux figures « en bouquet » qui sont particulièrement belles dans cette espèce. On peut y déceler en particulier le

stade amphiténe : la figure 76 *a* en représente la fin; on y voit les filaments accolés sur leur plus grande longueur, mais encore bien distants en un endroit. Par ailleurs, à côté d'anses aux deux extrémités polarisées, on distingue aussi des filaments simplement dressés. L'hétérochromosome est, comme dans les espèces précédentes, piriforme, fig. 76 *b*,

mais il présente plus rarement une fente longitudinale.

Le stade strepsiténe est normal; mais ensuite, on peut observer ici les premières transformations des *gemi* en tétrades, transformations qui, dans les espèces déjà étudiées, étaient masquées

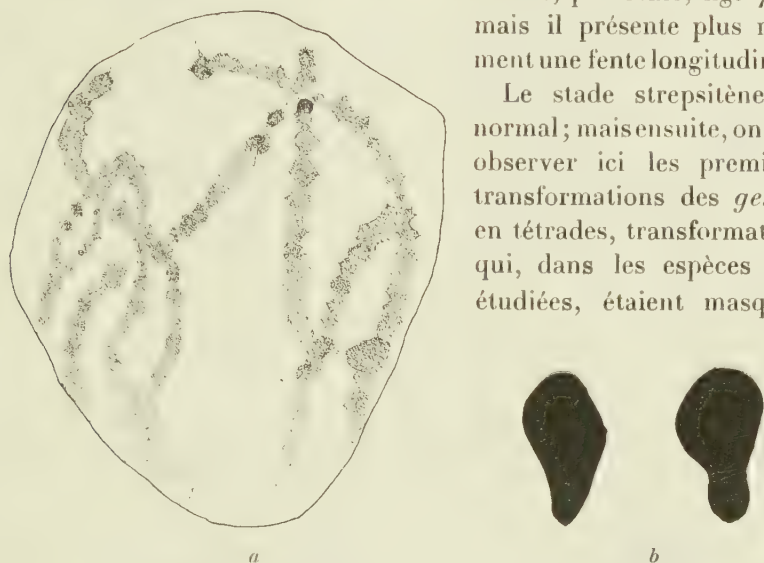


Fig. 76. — *Phyllium bioculatum*. — *a*, Fin du stade amphiténe; *b*, formes de l'hétérochromosome durant la centrotaxie.

par le repos postsyndétique. Elles se succèdent conformément aux descriptions devenues classiques chez les Orthoptères depuis les travaux de DAVIS (1908), WENRICH (1918), ROBERTSON (1916)... La figure 77 représente quelques aspects des tétrades en formation et en particulier un staurosoma déjà bien reconnaissable.

C'est seulement à ce moment que se produit la résolution des filaments chromatiques en un réseau apparent : l'interphase post-syndétique. Outre le retard de son apparition, elle présente ici quelques caractères spéciaux : d'abord elle est moins accentuée, les filaments conservent plus d'affinité pour l'hématoxyline, ce qui les rend plus distincts, et, de plus, on voit toujours des portions de filaments parallèles, ce qui porte à admettre que les tétrades conservent dans une certaine mesure leur individualité. Quant à l'hétérochromosome, il reste très chromatique, il est globuleux ou

piriforme et, assez souvent, « double ». Les filaments se condensent bientôt à nouveau et les tétrades achèvent de se constituer.

Les tétrades en diacinèse rappellent celles du *Phobartius* :

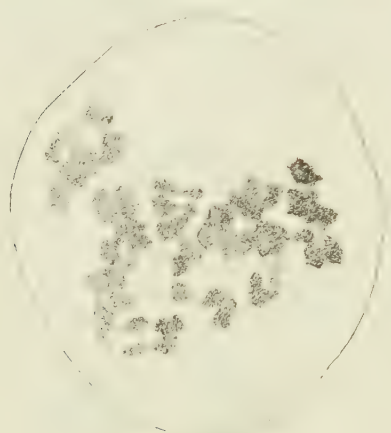


Fig. 77. — *Phyllium bioculatum*. — Tétrades en formation.



Fig. 78. — *Phyllium bioculatum*. — Diacinèse.

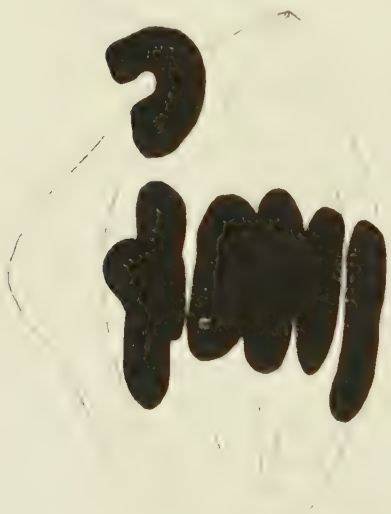


Fig. 79. — *Phyllium bioculatum*. — Première division de maturation vue de profil.

formes d'U, de V, d'anneau, grands staurosomes passant aux figures en hélice, fig. 78. Elles subissent aussi la même évolu-

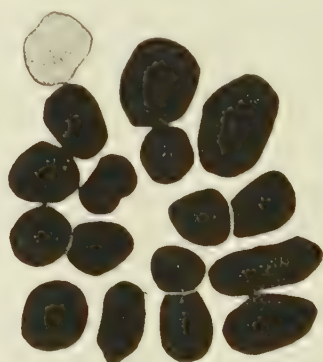


Fig. 80. — *Phyllium bioculatum*. — Même division en vue polaire avec l'hétérochromosome, figuré en gris, situé dans un autre plan.

tion ultérieure : quand la membrane nucléaire a disparu et que le fuseau s'est constitué entre deux centrosomes en accent circonflexe, les staurosomes massifs et les bâtonnets allongés viennent se ranger à l'équateur. L'hétérochromosome, en U, va rapidement se placer près d'un pôle, fig. 79.

La forme massive des chromosomes rend plus nettes les plaques équatoriales de cette division ; on y compte facilement les 16 éléments de la formule haploïde, l'hétérochromosome étant visible dans un autre plan, fig. 80. A l'anaphase, aucune dyade ne présente d'insertion atélomitique.

Le repos intercinétique est complet ; seul, l'hétérochromosome y reste massif.

A la prophase de la seconde division, les dyades apparaissent allongées ou courbées, sans indication de scission, fig. 81. Les

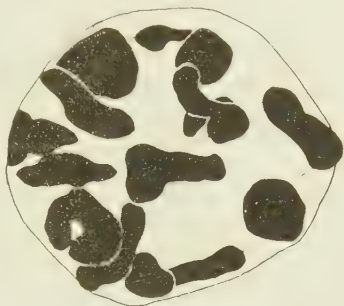


Fig. 81. — *Phyllium bioculatum*. — Prophase de la seconde division de maturation.

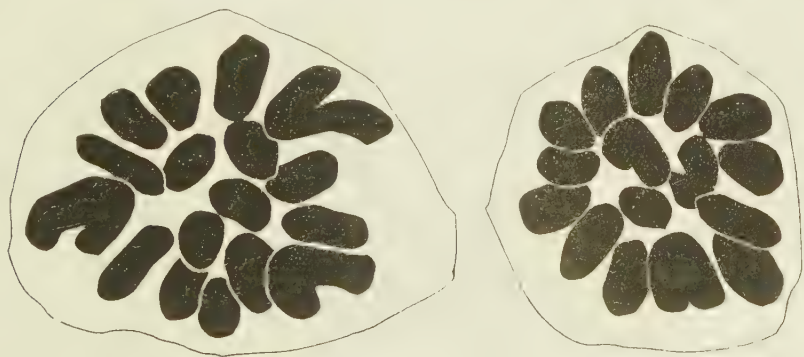


Fig. 82. — *Phyllium bioculatum*. — Seconde division de maturation ; plaques équatoriales avec et sans hétérochromosome.

centrosomes sont en forme de traits d'union. Dans la plaque équatoriale, fig. 82, un ou deux éléments périphériques apparaissent courbés en U. L'hétérochromosome revêt la forme de J qu'il avait dans les mitoses spermatogoniales ; comme dans ces dernières également, il présente un retard marqué à l'anaphase, fig. 83.

La reconstitution de la spermatide et son évolution ultérieure sont normales, sauf que le noyau reste toujours plus ovale. Il faut aussi noter que chez le *Phyllium*, on trouve fréquemment groupées

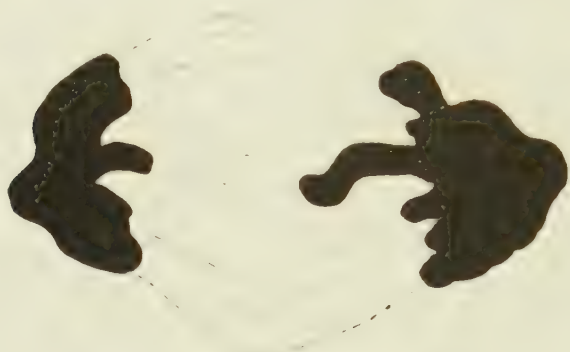


Fig. 83. — *Phyllium bioculatum*. — Seconde division de maturation ; fin d'anaphase.

les quatre spermatides provenant du même spermatocyte de premier ordre. La figure 84 représente un de ces quartettes : on y

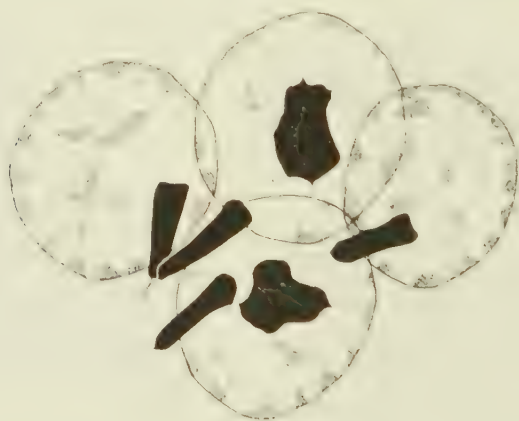


Fig. 84. — *Phyllium bioculatum*. — Groupe de quatre spermatides sœurs.

remarque les deux cellules munies d'un hétérochromosome, alternant avec les autres, et aussi l'orientation semblable des spermatides, mise en évidence par la direction presque parallèle des quatre pièces intermédiaires.

Conclusions.

Outre la grande taille de ses éléments, le *Phyllium bioculatum* peut être caractérisé, dans sa spermatogenèse, par :

1. Le nombre de 33 chromosomes dans les cellules diploïdes.
2. La forme en J de l'hétérochromosome.
3. Les transformations spéciales de la période préleptotène.
4. Le retard et la réduction du repos postsyndétique.
5. La forme en accent circonflexe des centrosomes à la première division de maturation.

VI. - *GREENIA* (= *CARAUSIUS*) *ROTUNdato-LOBATUS* Br. (*Lonchodini*.)

Les caractères de cette espèce, qui seront décrits dans un autre travail, justifient l'attribution au genre *Greenia*, de cet ancien *Carausius* ; les individus utilisés proviennent des élevages même qui ont servi à fonder cette nouvelle dénomination.

Les testicules de cette espèce sont étroits et le premier examen des coupes transversales surprend ; car on peut, même chez le subimago, rencontrer dans des cystes immédiatement voisins, d'une part des divisions spermatogoniales et, de l'autre, des spermatozoïdes presque mûrs. La sériation des stades serait difficile à établir si l'on n'avait pour se guider, les autres espèces : on retrouve ainsi les stades déjà connus avec quelques modifications.

1. — Divisions spermatogoniales.

Sans entrer dans les discussions sur le mécanisme de la prophase, ce qui sortirait du cadre de cette étude, il faut signaler cependant qu'au début de la mitose, le noyau des spermatogonies secondaires se comporte comme ceux de *Stenobothrus* et d'*Acrotylus* d'après KOWALSKI (1924). Le réseau nucléaire devient par endroits, très épais et très chromatique, puis se résout en un certain nombre de cordons sinueux ; d'abord serrés, ceux-ci s'espacent un peu et on voit alors très nettement une fente longitudinale partager chaque

élément, fig. 85. Cet aspect rappelle les figures 31-34 de KOWALSKI, avec cette différence toutefois que le noyau n'est pas lobé et que l'hétérochromosome n'est pas placé dans un espace spécial : il rappelle plus encore la description et la figure 2 de ROBERTSON (1931) : « On the late prophase, each of the chromosomes is split and usually shows at one end a condensation in each daughter strand » (*l. c.*, p. 120).

La fente prophasique disparaît pendant la mise en place des chromosomes pour la métaphase. Celle-ci a un aspect tout différent de

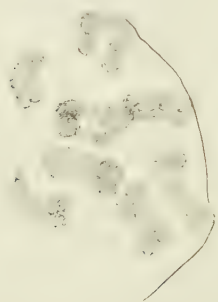


Fig. 85. — *Greenia rotundato-lobatus*.
— Prophase des dernières divisions spermatogoniales.



Fig. 86. — *Greenia rotundato-lobatus*.
— Métaphase spermatogoniale.

celle des autres espèces. Tout d'abord le nombre des chromosomes est considérablement réduit : on n'en compte plus que 21, fig. 86 et Pl. I, fig. 6. Leur disposition aussi est particulière ; au lieu de comporter une rangée périphérique de chromosomes radiaires entourant des chromosomes globuleux, la plaque ne comprend que des éléments allongés, presque tous plus ou moins courbés, ceux du pourtour disposés à peu près tangentielllement ; aucun d'eux ne se révèle de suite comme l'hétérochromosome, fig. 86 ; dans la métaphase représentée sur la planche I, l'un des éléments, à gauche, est plus allongé que les autres et formé de deux branches inégales, mais cette disposition est loin d'être constante.

2. — Période d'accroissement.

Le stade leptotène se prépare par les mêmes phases que dans l'espèce précédente : *prochromosome* et *unravelling stage*. Dès lors, on peut avec certitude reconnaître l'hétérochromosome, globuleux, légèrement allongé.

Les « bouquets », tel celui de la figure 87, peu atteints par le synzesis, montrent des anses que l'on peut suivre d'une extrémité à l'autre, et des filaments simplement courbés. L'hétérochromosome, à ce moment, est piriforme avec, souvent, le bout le plus étroit subdivisé.

Après un stade strepsitène conforme au type général, le repos postsyndétique commence avec tous ses caractères : réseau nucléaire indéchiffrable, peu coloré, dans lequel se détache l'hétérochromosome très chromatique et souvent dédoublé.



Fig. 87. — *Greenia rotundato-lobatus*.
— Centrotaxie.



Fig. 88. — *Greenia rotundato-lobatus*.
— Tétrades.

La diacinese s'effectue rapidement ; les tétrades apparaissent presque tout de suite petites et condensées, fig. 88 ; on y trouve quelques staurosomes massifs, des haltères et surtout des bâtonnets, courbés parfois en C.

La figure de mitose se dispose normalement ; l'hétérochromosome, en forme d'U à branches un peu inégales, rejoint un pôle, et l'étirement des masses chromatiques commence. Certaines dyades ont une insertion non-terminale ; on les voit bien sur la figure 89 avec une branche épaisse disposée horizontalement et une branche méridienne rétrécie, subissant encore l'étirement ; quatre dyades ont cette forme, aucune ne présente la forme en E si nette chez le *Menexenus* : la taille plus réduite permettant une division plus rapide est sans doute cause de cette différence. Quant aux dyades ordinaires, elles présentent déjà l'indication de leur future division et pendant leur écartement, elles restent souvent reliées par deux tractus.

Enfin la télophase se produit d'une manière un peu spéciale : le passage à l'état de repos ne s'effectue plus par développement d'anastomoses, d'un réseau entre les chromosomes, mais chacun de ces éléments, dont le contour reste distinct, perd peu à peu sa chro-



Fig. 89. — *Greenia rotundato-lobatus*.
— Première division de maturation.



Fig. 90. — *Greenia rotundato-lobatus*.
— Passage au repos intercinétique.

maticité à partir de sa périphérie. Le noyau apparaît alors constitué par un ensemble de petits globules en forme d'auréole grisâtre entourant un granule central noir, fig. 90. Cette structure composée, alvéolaire, du noyau ne se traduit d'ailleurs nullement par une lobulation externe. La portion interne, colorable, de chaque globule diminue progressivement en même temps que ses contours se fondent.

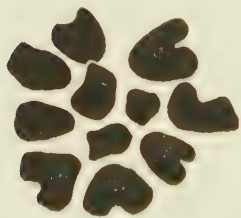


Fig. 91. — *Greenia rotundato-lobatus*. — Seconde division de maturation : Métaphase.

La prophase de la seconde division se prépare par un processus analogue mais inversé : les grains chromatiques augmentent, chacun séparément, de volume, pendant que les limites des régions redeviennent de plus en plus nettes. L'hétérochromosome, au contraire, reste compact

et coloré, toujours appliqué contre la membrane nucléaire.

La plaque équatoriale de la seconde division montre les dyades, épaisses, massives, presque toujours courbées, surtout celles de la périphérie, fig. 91. L'hétérochromosome conserve sa forme d'U à branches peu inégales.

A l'anaphase, on retrouve les insertions non-terminales. Le passage au repos s'effectue, comme pour la première division, par une perte progressive de coloration des autosomes. Les jeunes spermatides n'ont donc comme éléments chromatiques, en dehors de l'hétérochromosome, que quelques granules disséminés. Puis ceux-ci s'accroissent et s'anastomosent ; c'est donc plus tardivement que le noyau revêt un aspect réticulé ; il passera ensuite par les mêmes étapes que dans le *Phobeticus*.

Conclusions.

Les principaux caractères de la spermatogenèse spéciaux au *Greenia rotundato-lobatus*, sont :

1. Le nombre diploïde de 21 chromosomes.
2. La présence d'autosomes à insertion non-terminale.
3. Les modes de condensation prophasique et de dispersion télophasique au cours des divisions de maturation.

VII. — *SIPYLOIDEA PANÆTIUS* Westw. (*Necrosciini*).

La dernière espèce étudiée, le *Sipyloidea panætius*, possède le même nombre de chromosomes que le *Greenia*, bien que, systématiquement, il appartienne à une autre tribu. Mais cette similitude est loin de s'étendre à tous les caractères de la spermatogenèse.

1. — Dernières divisions spermatogoniales.

Les 21 chromosomes des dernières divisions spermatogoniales diffèrent eux-mêmes notablement de ceux de l'espèce précédente : dans l'ensemble, ils sont plus volumineux, de forme plus déterminée ; et surtout, il est possible de distinguer, dans les plaques équatoriales, des catégories de chromosomes et au moins quelques paires d'homologues, fig. 92 et Pl. I, fig. 7. Parmi ces dernières, celle qui se retrouve le plus facilement dans toutes les figures de métaphase est la plus petite ; elle est formée par les deux seuls éléments globuleux ; ils occupent des positions variées selon les cellules ; par-

fois à la périphérie, ils sont plus souvent situés vers le centre de la plaque; ils sont presque toujours voisins l'un de l'autre, généralement séparés par un seul chromosome. Six autres paires ont la forme de bâtonnets droits ou légèrement courbés. Deux autosomes, également droits ou sinueux, sont reconnaissables à leur allongement. Enfin, onze éléments volumineux sont courbés en U, certains à



Fig. 92. — *Sipyloidea panætius*. — Spermatogonies secondaires; métaphase.

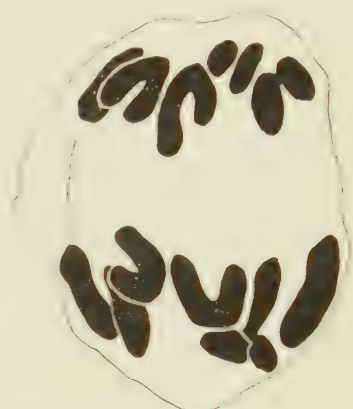


Fig. 93. — *Sipyloidea panætius*. — Fin d'anaphase.

branches un peu inégales; l'une des paires de cette catégorie est caractérisée par sa grande taille, ses bras sont plus ou moins écartés selon les cellules. Dans toutes ces paires également, les homologues sont d'une manière très générale rapprochés, comme on peut le voir sur la figure 92. Le nombre impair des gros chromosomes courbés force à admettre que l'hétérochromosome fait partie de cette catégorie, bien qu'aucun caractère spécial ne permette de le distinguer à coup sûr dans toutes les plaques.

L'insertion atélomitique des chromosomes courbés se manifeste à l'anaphase, d'autant plus que ces éléments ont un léger retard sur les autres, fig. 93.

2. — Période d'accroissement.

La grande taille des éléments retentit sur les figures de la période d'accroissement. Après un *unravelling stage* où le peloton est très dense, on voit les filaments chromatiques simples commencer à

présenter une certaine polarisation. On n'observe pas de véritable synzinesis. Malgré le petit nombre d'autosomes, les figures de centrotaxie sont moins claires que dans les autres espèces, fig. 94. On voit facilement, près d'un pôle, les extrémités de filaments disposées parallèlement; mais on ne distingue pas bien, dans le reste du noyau, des boucles régulières ou des filaments dressés; on n'y observe qu'un entrecroisement irrégulier des éléments chromatiques. Si pourtant on essaye de suivre les filaments à partir de leur extrémité polarisée, on constate que cet entrecroisement des éléments n'est dû qu'à leur grande longueur qui les force à se replier plusieurs fois sur eux-mêmes. Dans certains cas même, on peut voir les deux bouts de quelques filaments rapprochés près du pôle d'attraction; il y a donc encore des anses typiques, mais dont les boucles sont extrêmement sinueuses; on voit aussi par ailleurs des extrémités libres de filaments, non polarisées. L'hétérochromosome, allongé, présente la même disposition que dans les autres espèces au même stade: il est droit avec une extrémité très effilée polarisée; il s'épaissit au contraire vers l'autre bout qui offre souvent une fente longitudinale incomplète.



Fig. 94. — *Sipyloidea panartus*.
— Quelques éléments chromatiques en centrotaxie.

Il se condense à mesure que la polarisation générale diminue; on passe alors au stade strepsitène; pendant celui-ci, qui semble assez prolongé, on voit souvent les éléments de certains *gemi*ni s'écarter notablement l'un de l'autre vers leur milieu, fig. 95.

Le repos postsyndétique est court et, comme chez le *Phyllium*, la colorabilité y reste assez prononcée. Les aspects que revêt l'hétérochromosome sont alors très variés; à la fin du strepsitène et au début du repos qui suit, il est ordinairement allongé, recourbé et parfois manifestement dédoublé, en anneau ou en U; puis il redevient massif.

3. — Divisions de maturation.

Les tétrades réapparaissent et se condensent progressivement ; on peut déjà, dans certaines cellules, compter les onze éléments de la formule haploïde et, dans une certaine mesure, retrouver les catégories d'éléments observées dans les plaques diploïdes : c'est ainsi qu'en particulier, on voit toujours une petite tétrade en globule quadrilobé, d'autres petites, droites ou en V, d'autres plus massives, et enfin de volumineuses tétrades en forme d'an-



Fig. 95. — *Sipyloidea panetius*. — Quelques *gemini* en strepsitène.

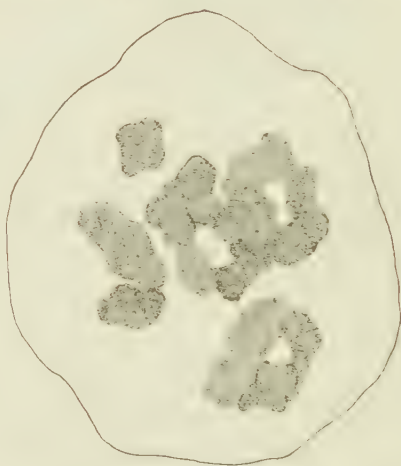


Fig. 96. — *Sipyloidea panetius*. — Formes de tétrades au début de la diakinèse.

neau très large telles qu'aucune autre espèce n'en présentait, fig. 96.

Ces tétrades se condensent et se disposent en plaque équatoriale, fig. 97. De profil, on y distingue cinq grands anneaux inégaux correspondant aux cinq grosses paires de chromosomes en U de la spermatogonie, l'hétérochromosome se rapprochant de suite d'un pôle. On voit aussi quatre bâtonnets dont un beaucoup plus grand que les autres, et enfin la petite tétrade qui prend par étranglement la forme d'haltère. Sur une coupe transversale, on reconnaît également les onze éléments ; les anneaux paraissent alors simples ou doubles suivant le plan mis au point ; l'hétérochromosome est dans un plan différent, fig. 98.

A l'anaphase, les anneaux se scindent successivement aux deux points où ils coupent l'équateur ; ils prennent ainsi d'abord la forme d'un C qui se divise ensuite en deux U opposés ; et enfin, comme la branche la plus



Fig. 97. — *Sipyloidea panetius*. — Principales formes de tétrades à la première division de maturation.



Fig. 98. — *Sipyloidea panetius*. — Première division de maturation ; vue polaire.

courte de l'U, libérée avant l'autre, devient horizontale, on trouve des figures dessinant deux L opposés, encore en relation par

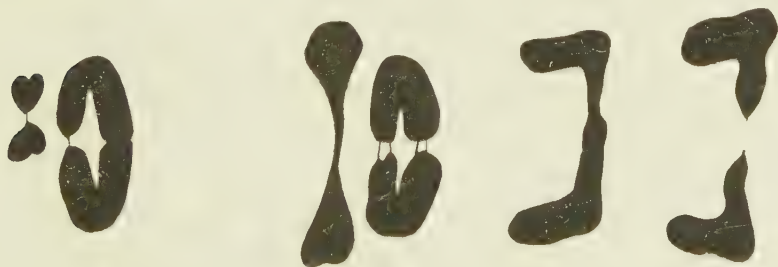


Fig. 99. — *Sipyloidea panetius*. — Aspects successifs des tétrades au début de l'anaphase de la première division de maturation.

l'extrémité de leur branche méridienne ; le résultat obtenu est analogue à celui auquel aboutissaient les gros éléments courbés

de *Menexenus*, mais il est atteint différemment, puisqu'il n'y a pas ici de forme en E; cette différence doit provenir en partie de ce que les deux branches des U sont ici moins inégales, de sorte que, lorsque les petites sont séparées, les autres sont déjà bout à bout. La figure 99 montre les aspects successifs de ces éléments en anaphase. On y voit aussi que les bâtonnets et la petite tétrade se divisent par étirement simple; très souvent, au début de

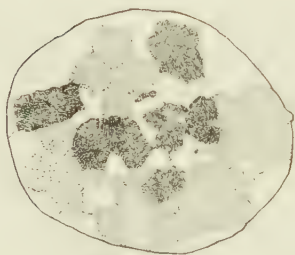


Fig. 100. — *Sipyloidea panætius*. —
Fin de télophase de la première
division de maturation.

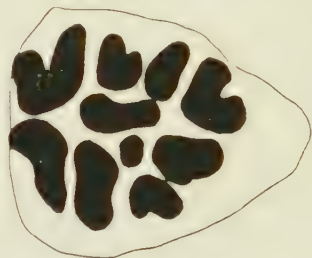


Fig. 101. — *Sipyloidea panætius*. —
Seconde division de maturation ;
plaque équatoriale d'une cellule
sans hétérochromosome.

l'anaphase, leurs dyades apparaissent incomplètement mais nettement subdivisées.

À la télophase, les dix dyades encore reconnaissables, deviennent granuleuses, à contours moins nets, et sont réunies par des anastomoses. Les plus volumineuses, encore quadrilobées, ont une fausse apparence de staurosomes, fig. 100.

Après l'intercinèse où le noyau est réticulé, la seconde division commence sur un fuseau à centrosomes en granules. À la métaphase, fig. 101, on retrouve 10 ou 11 éléments. Parmi les dix, cinq sont courbés, de taille inégale, quatre en bâtonnets et un petit globuleux. L'hétérochromosome a, lui aussi, une forme courbée à angle très ouvert.

L'anaphase aboutit à la constitution de spermatides dont le noyau prend bientôt l'aspect réticulé et subit une évolution conforme au type décrit.

Conclusions.

Les principaux caractères spéciaux de la spermatogenèse du *Sipyloidea panatius* sont :

1. Le nombre diploïde de 21 chromosomes.
 2. L'existence de catégories d'autosomes différant nettement par la taille et la forme.
 3. La possibilité de reconnaître avec certitude certaines paires de chromosomes homologues, et de les retrouver à plusieurs moments de la méiose.
 4. L'atténuation apparente de la centrotaxie par les sinuosités des éléments les plus longs.
-

CHAPITRE II

COMPARAISON DES ESPÈCES : DISCUSSIONS

L'étude analytique des diverses espèces de Phasmes, faite dans le premier chapitre, à laquelle on peut joindre les observations publiées antérieurement sur ce sujet, permet de se faire une idée de la spermatogenèse chez les Phasmes en général ; ce rapprochement sera fait au début du présent chapitre, d'abord au point de vue du processus même de la spermatogenèse, puis au point de vue du nombre et de la forme des autosomes, et enfin à propos de l'hétérochromosome. A certaines discussions cytologiques, les observations précédentes permettent d'apporter quelques données nouvelles, qui seront énoncées ensuite.

I. — COMPARAISON DES ESPÈCES

1. — Le processus de la spermatogenèse des Phasmes.

Cette comparaison sera faite d'abord entre les espèces étudiées dans les pages précédentes ; puis elle sera étendue aux quelques observations contenues dans les travaux antérieurs.

A. — *Comparaison des espèces étudiées.*

La spermatogenèse des espèces étudiées suit, comme on a pu s'en rendre compte, un processus général uniforme ; on retrouve toujours, dans le même ordre, les mêmes étapes principales pendant lesquelles la chromatine subit les mêmes transformations essentielles. On peut retracer ce processus de la manière suivante :

Après la télophase des dernières divisions spermatogoniales, la chromatine se dispose en filaments grêles qui, très tôt, subissent

une polarisation ; ils convergent tous, au moins par une de leurs extrémités, vers une même région bien localisée du noyau (leptotène). Quand cette polarisation s'accroît, les filaments apparaissent rapprochés par paires (zygotène) ; puis les deux constituants de chaque paire se fusionnent (pachytène) ; une fente longitudinale se manifeste très vite entre eux et la polarisation cesse ; les couples de filaments ou *geminii* sont alors disséminés dans toute l'aire nucléaire et formés chacun de deux éléments enroulés l'un autour de l'autre (strepsitène). Le noyau passe ensuite par un stade réticulé où sa chromaticité s'affaiblit et où les éléments, sauf l'hétérochromosome, cessent d'être distincts (repos postsyndétique). Ceux-ci réapparaissent, prennent les formes classiques de tétrades qui se condensent progressivement et se disposent en plaque équatoriale. Les deux divisions de maturation se produisent alors, toujours séparées par une intercinèse bien accentuée, et aboutissant à la formation des spermatides.

Un bon nombre de variations de ce thème général ont pourtant été observées ; les principales sont les suivantes :

1. La durée des divers stades varie beaucoup ; en particulier celle du repos postsyndétique. Ce dernier, long et très marqué chez *Phobæticus sinetyi* et chez *Parasosibia parva*, est au contraire court et peu caractérisé chez *Phyllium bioculatum* et *Sipyloidea panætius*.

2. Les phases de la période préleptotène diffèrent : les deux extrêmes, à ce point de vue, sont le *Phobæticus* et le *Phyllium*. Chez le premier, les autosomes s'écartent simplement en restant unis par des anastomoses ; puis leur chromatine s'étire et forme les filaments. Chez le *Phyllium*, par contre, chacun des blocs chromatiques devient granuleux puis se vacuolise, et les chaînes de granulations subsistant à leur périphérie donnent naissance aux filaments.

3. Des variations analogues se retrouvent dans le passage au repos après chacune des divisions de maturation : il s'opère par écartement et anastomose des blocs chromatiques chez le *Phobæticus*, par vésiculation chez le *Phyllium*. La prophase de la seconde division s'effectue par le processus inverse.

4. Les contractions (synizesis et *second contraction*) sont très différemment accusées selon les espèces. La première, très accentuée chez le *Phobæticus*, est insignifiante chez le *Sipyloidea*. La seconde est beaucoup plus nette chez le *Menezenus* que dans les autres.

5. La polarisation, la centrotaxie, agit, soit sur une seule extrémité

des filaments chromatiques, soit sur les deux. Les figures qu'elle forme varient : les boucles peuvent être très nettes, faciles à suivre d'un bout à l'autre comme chez le *Phyllium* et le *Greenia*, ou, au contraire, être masquées par les replis des filaments, dans le *Sipyloidea* surtout.

Ces variations, et principalement la dernière, semblent liées au nombre et à l'allongement des chromosomes d'une part, au volume total du noyau de l'autre.

B. — *Comparaison avec les travaux antérieurs.*

Les observations de de SIXÉRY (1901_b) sont de l'époque du début des études cytologiques sur la spermatogenèse ; aussi n'est-il pas étonnant que la sériation de ses stades paraisse aujourd'hui incomplète. Mais toutes les remarques faites par cet auteur sur le processus général de la spermatogenèse ne peuvent qu'être confirmées. A lui revient en particulier d'avoir le premier montré l'existence d'un repos postsyndétique et même les variations de celui-ci selon les espèces, puisqu'il l'avait constaté chez *Menevrenus* et *Dirippus*, non chez *Leptynia*.

L'étude de l'*Aplopus mayeri* par JORDAN (1908_a et _b) est plus détaillée et, malgré quelques lacunes, dresse le même plan général de spermatogenèse. Les seuls points de désaccord entre son interprétation et les présentes recherches portent sur le mode de conjugaison des filaments chromatiques en centrotaxie. Pour JORDAN, en effet, il y a d'abord un stade réticulé, qui équivaut sans doute au préleptotène, bien que la figure donnée par l'auteur représente des filaments épais et disposés en treillis, « in lattice-work fashion » (1908_b, p. 287). Ces filaments, séparés, se courbent ensuite, formant de courtes boucles à un pôle du noyau ; puis l'une de leurs extrémités se redresserait et il se produirait une soudure de ces extrémités deux par deux, ce qui donnerait naissance à des boucles plus grandes ; il y aurait donc une union bout à bout des chromosomes homologues, une « télosyndèse ». Les figures (10 à 12) données par JORDAN ne confirment pas cette description : on y voit, en effet, après la soudure supposée, des anses de même taille et même certaines plus petites que les premières. Dans les trois figures également, on trouve des filaments dressés.

Ce mode de syndèse n'a nullement été retrouvé dans les présentes recherches. Au contraire, l'examen plus attentif de la période préleptotène, la différence d'épaisseur observée dans toutes les espèces, entre les boucles du leptotène et les grosses anses du pachytène, leur dédoublement, qui n'est pas seulement un « split » apparaissant « transitorily in the threads » (1908_b, p. 287), mais qui donne sans intermédiaire les *gemi*ni du strepsitène, tout cela témoigne en faveur de l'appariement côte à côte des filaments, d'une parasyndèse, et, en tous cas, contre le mode de soudure terminale décrit par JORDAN.

Aussi bien cette erreur d'interprétation était excusable en 1908, au moment où la télosyndèse était partout en honneur, sous l'influence des premiers travaux et en particulier de ceux de MONTGOMERY auxquels se réfère JORDAN. Cette influence a été rendue manifeste par DEPDOLLA (1927) en un simple tableau (*l. c.*, p. 865). Il y montre que les auteurs de travaux sur la spermatogenèse des Orthoptères, comprenaient, jusqu'en 1910, une énorme majorité de partisans de la télosyndèse; mais après cette date, l'attention ayant été attirée sur le début de la centrotaxie et, d'autre part, JANSSENS (1909) ayant émis sa théorie de la chiasmotypie, presque tous les travaux admettent la parasyndèse.

En résumé, on peut dire que le processus de la spermatogenèse de tous les Phasmes étudiés jusqu'à ce jour, est à la fois très uniforme et très bien caractérisé. Les principales différences relevées semblent dues surtout à la grande diversité de nombre, de taille et de forme des chromosomes.

2. — Nombre, taille et forme des chromosomes.

A ce point de vue, en effet, des variations importantes ont été observées, variations qui se marquent non seulement dans les plaques équatoriales, mais aussi, très nettement, dans la constitution des tétrades, dans le mode d'écartement des dyades à la première division de maturation, et encore, avec moins de clarté peut-être mais aussi certainement, dans les autres stades de la méiose. Pour illustrer cette étude comparative, les plaques équatoriales des dernières divisions spermatogoniales de toutes les espèces étudiées ont été groupées dans la planche I qui rend très frappantes ces variations.

A. — *Nombre des chromosomes.*

Au point de vue du nombre tout d'abord, si l'on joint aux espèces étudiées dans ce travail, l'*Aplopus mayeri* et le *Leptynia attenuata*, on obtient la série de chiffres suivante :

<i>Parasosibia parva</i>	53
<i>Phobæticus sinetyi</i>	51
<i>Menæxenus semiarmatus</i>	45
<i>Carausius juvenilis</i>	41
<i>Leptynia attenuata</i>	36 ?
<i>Aplopus mayeri</i>	35
<i>Phyllium bioculatum</i>	33
<i>Greenia rotundato-lobatus</i>	21
<i>Sipyloidea panætius</i>	21

Il faut remarquer d'abord que le nombre de 36 chromosomes donné par de SINÉTY (1901_b) est sujet à caution : en effet, bien qu'ayant reconnu l'existence d'un chromosome spécial chez le mâle, cet auteur considère le nombre de 36, comme « spécifique dans les cellules somatiques de *Leptynia attenuata* » (l. c., p. 74) aussi bien mâles que femelles. Par ailleurs, il représente (fig. 86) 18 « groupes quaternes » dans une plaque équatoriale de la première division de maturation, à un moment où l'hétérochromosome doit être déjà situé près d'un pôle. D'après ces indications, le nombre de chromosomes du mâle de cette espèce doit être de 35 ou de 37. Ce point demanderait à être révisé.

Quoi qu'il en soit, il ressort de cette simple comparaison de nombres que :

1. Les diverses espèces de Phasmes diffèrent beaucoup les unes des autres au point de vue de la formule chromosomique. Deux seulement des espèces étudiées à cet égard ont le même nombre de chromosomes. Ce fait est d'autant plus remarquable que dans d'autres familles d'Orthoptères bien connues, les *Acrididæ* et les *Tettigoniidæ* par exemple, ce nombre varie peu.

2. Les variations de ce nombre ne correspondent aucunement aux tribus admises par la systématique. C'est ainsi que les nombres extrêmes de la série ont été trouvés dans deux espèces de la même

tribu, celle des *Necrosiini*. Dans celle des *Louchodini*, on trouve 45, 41 et 21 chromosomes. Le genre *Phyllium* enfin, représentant la sous-famille des *Areolatae*, vient se placer dans la série des nombres des espèces d'*Anareolatae*.

B. — Taille des chromosomes.

Le seul calcul du nombre d'éléments chromatiques ne saurait d'ailleurs suffire à baser un rapprochement des plaques équatoriales et par là des espèces. Si l'on compare en effet les deux espèces qui possèdent 21 chromosomes : *Greenia rotundato-lobatus* et *Sipyloidea panætius*, Pl. I, fig. 6 et 7, on voit de suite que leurs chromosomes ne se correspondent nullement. Dans la première, leur allure est à peu près uniforme, tandis que chez la seconde, ils sont extrêmement différents les uns des autres. Il faut donc tenir compte aussi de la taille et de la forme de ces éléments.

Au point de vue de la taille, l'examen comparé des plaques équatoriales montre à première vue que, dans l'ensemble, le volume des éléments augmente à mesure que leur nombre décroît. Chez *Parasosibia*, les 53 chromosomes sont petits et grêles ; chez *Sipyloidea*, la plupart des 21 éléments sont très allongés et volumineux. On a l'impression qu'une même quantité de chromatine est inégalement fragmentée dans les différentes espèces.

Il a semblé intéressant de rechercher si une étude plus précise confirmait cette impression d'ensemble. La méthode utilisée, très simple, est loin d'être rigoureuse ; malgré ses défauts, elle a donné des résultats satisfaisants. Sans tenir compte de leur épaisseur, la longueur des chromosomes a été mesurée en millimètres, sur les dessins de plusieurs plaques équatoriales de spermatogonies secondaires, provenant de plusieurs individus de chaque espèce, après fixation au Flemming faible, avec la même proportion réduite d'acide acétique (10 volumes d'acétique à 10/0, pour 100 de fixateur). Pour les chromosomes courbés, c'est l'axe médian qui a été mesuré. Puis la somme des longueurs de tous les éléments de chaque figure a été faite. Pour chaque espèce enfin, la moyenne a été calculée de toutes les sommes obtenues dans les différentes plaques. On a ainsi, pour chacune, une longueur moyenne totale des éléments chromatiques. Les principaux résultats obtenus ont été les suivants :

La taille des 53 éléments de *Parasosibia* varie de 4,5 à 16 ; l'hétérochromosome plus grand atteint 18,5. Les sommes obtenues pour les différentes plaques sont comprises entre 442,5 et 460,5 ; la moyenne est de 453,25.

Chez *Phobeticus sinetyi* (51 chromosomes), les longueurs des autosomes s'échelonnent entre 4 et 15 ; l'hétérochromosome atteint 36, ce qui élève la moyenne à 483,5.

Menexenus semiarmatus (45), présente des variations de taille comprises entre 5 et 20, avec une moyenne de 418,5. Le même travail effectué sur des spermatogonies secondaires de larves de cette espèce montre, comme on l'a vu dans le précédent chapitre, que les éléments sont notablement allongés ; ils atteignent de 7,5 à 38 avec un total de 664.

Les 41 éléments de *Carausius juvenilis* varient de 6 à 21, l'hétérochromosome atteignant 25. La moyenne obtenue est de 450,4.

Chez *Phyllium* (33), les nombres extrêmes sont 8 et 21 pour les autosomes ; l'hétérochromosome varie de 28 à 32. La moyenne est de 469,8.

La moyenne de *Greenia* (21) est de 411 avec des unités variant de 13 à 30,5.

Chez le *Sipyloidea* enfin, (21), les deux petits chromosomes ont environ 8,5 ; de là, la taille passe de suite à 14 et va jusqu'à 38,5. La moyenne est de 467,25. La différence de cette espèce d'avec toutes les autres est que les longueurs mesurées, au lieu de s'échelonner régulièrement entre les deux valeurs extrêmes, progressent par paliers brusques.

Ces résultats ont été résumés dans le tableau suivant :

Espèces	Nombre diploïde	Variations extrêmes des éléments	Moyenne
<i>Parasosibia parva</i>	53	4,5-16 (X = 18,5) ⁽¹⁾	453,25
<i>Phobeticus sinetyi</i>	51	4 -15 (X = 36)	483,5
<i>Menexenus semiarmatus</i>	45	5 -20	418,5
<i>Carausius juvenilis</i>	41	6 -21 (X = 25)	450,4
<i>Phyllium bioculatum</i>	33	8 -21 (X = 32)	469,8
<i>Greenia rotundato-lobatus</i>	21	12 -30,5	411
<i>Sipyloidea panatius</i>	21	8,5-38,5	467,25

(¹) La longueur maxima de l'hétérochromosome a été notée dans les espèces où l'on peut le reconnaître sans aucun doute.

Ce tableau montre bien que :

1. Dans l'ensemble, la taille des chromosomes augmente à mesure que leur nombre diminue. Ce fait s'observe aussi bien pour les chiffres minima que pour les maxima. Seule fait nettement exception la petite paire d'éléments du *Sipyloidea* ; si, au lieu de celle-ci, on prenait la paire immédiatement supérieure par la taille, avec son chiffre de 14, la série serait presque parfaite.

2. Les moyennes sont nettement accrues dans les espèces à grand hétérochromosome, chez le *Phyllium* et le *Phobeticus* en particulier.

3. Malgré cette influence de l'hétérochromosome et malgré le peu de précision de la méthode, il est tout à fait remarquable que les moyennes obtenues dans les différentes espèces soient du même ordre de grandeur. La différence entre les extrêmes, 411 et 483,5, ne dépasse pas les différences entre les diverses plaques d'un même testicule. Reportée à la taille réelle des éléments, elle est de 9 microns environ et se réduirait à peu près à 6 si l'on tenait compte de la perturbation causée par l'hétérochromosome.

On n'aurait pas pu *a priori* espérer de cette méthode un résultat aussi satisfaisant. Il est donc légitime de conclure que la masse totale de chromatine est sensiblement la même dans toutes les espèces.

C. — *Forme des chromosomes ; signification des chromosomes en V.*

Peut-on alors aller plus loin et arriver à établir une formule type de chromosomes en tenant compte de leur forme ? Autrement dit, certains éléments courbés et allongés peuvent-ils être considérés comme équivalents à une paire de chromosomes simples, soudés ? De tels éléments « bivalents » ont été décrits chez les Orthoptères par un certain nombre d'auteurs, MAC-CLUNG (1900, 1917), WOOLSEY (1915), etc. Mais c'est ROBERTSON (1916) surtout qui, d'après des observations faites principalement sur un Acridien : le *Chorthippus*, a approfondi et essayé de systématiser la question des chromosomes en V.

a) *Théorie de ROBERTSON.*

Cet auteur distingue d'abord des vrais chromosomes en V, ceux qui sont simplement et momentanément courbés. Il écarte les tétrades en V, les V simples de GRÉGOIRE qui sont des dyades en train de se diviser. A propos de l'existence de chromosomes simples à insertion atélomitique, il ne se prononce pas ; mais, sur la foi de MAC-CLUNG (1914), il « merely suggest that such may exist » (*l. c.*, p. 222). Il reste alors les vrais chromosomes provenant « from the linkage proximally of two non-homologous rods » (*ibid.*), donc équivalents à deux autosomes ordinaires, à deux « monosomes ».

Partant de cette bivalence de certains éléments, ROBERTSON ramène au cas général les quelques espèces d'*Acrididae* qui ne possèdent pas les 22 autosomes habituels dans cette famille : ainsi en est-il en particulier pour les *Chorthippus* qui ont 16 autosomes dont 6 en V.

Tout récemment, la même signification a été attribuée à ces éléments par divers auteurs travaillant sur des groupes tout différents.

Ainsi MATTHEY (1932) a montré que des exceptions au nombre de chromosomes habituel chez les Reptiles pouvaient s'expliquer de la même manière ; il a pu voir en particulier que, chez *Anguis fragilis*, un chromosome en J des plaques diploïdes se disloque au début de la méiose en deux éléments inégaux qui, s'associant chacun à un autosome, forment deux tétrades tout à fait indépendantes.

HONDA et IRIKI (1932) ont décrit chez *Gryllus mitratus*, deux races géographiques qui diffèrent par ce fait que quatre chromosomes en bâtonnet de l'une, recueillie à Kyoto, sont remplacés chez l'autre, originaire de Mandchourie, par deux V. OHMACHI (1932) établit une homologie semblable entre deux chromosomes simples de *Loxoblemmus arietulus* et un V de *L. frontalis*. Des cas analogues ont encore été décrits chez d'autres *Gryllidae*.

Les végétaux enfin présentent de nombreux exemples similaires.

b) *Caractères des vrais chromosomes en V d'après ROBERTSON.*

A quels signes peut-on reconnaître de vrais chromosomes en V, d'après ROBERTSON ? Celui-ci relève dans son exposé un certain nombre de caractères distinctifs dont les principaux sont les suivants :

1. D'abord, la présence d'une région non chromatique et rétrécie au point de courbure, c'est-à-dire à l'endroit de la soudure des deux constituants; « at the apex unmistakable achromatic bridges of clear non-staining material » et « also a constriction » (*l. c.*, p. 222). BÉLAR (1929), examinant vitalement les cellules de *Chorthippus* (= *Stereothrus*) *lineatus*, distingue en effet en ce point, une cavité claire creusée dans l'écorce du chromosome.

2. En métaphase, ils ont leur point de courbure dirigé vers le centre de la plaque.

3. A l'anaphase, leur insertion sur le fuseau n'est pas terminale; ROBERTSON ne distingue pas à ce point de vue les insertions médianes des subterminales. Les chromosomes en V peuvent très bien avoir la forme d'un J.

4. Durant la centrotaxie, ROBERTSON, bien qu'il n'ait pas étudié ce stade chez le *Chorthippus*, émet l'opinion que les chromosomes simples n'ont qu'une extrémité orientée vers le pôle d'attraction; l'autre est libre, située ordinairement dans la région opposée du noyau, sauf pour les filaments très longs qui peuvent se courber et « simulate the loops » (*l. c.*, p. 231). On obtient ainsi les figures « en gerbes », le *sheaf-stage* décrit par ROBERTSON (1931_a) chez les *Tettigida*.

Les chromosomes en V ont, au contraire, leurs deux bouts orientés vers le même pôle; d'où les figures classiques de boucles, d'anses, le stade « en bouquet ».

5. Les *gemi* (= « spiremes » de ROBERTSON) provenant de chromosomes simples, présentent à celle de leurs extrémités qui s'insérera sur le fuseau, deux granules, *knobs*, terminaux; ceux qui dérivent des V portent des granules semblables, mais au nombre de deux paires séparées par une constriction et placées au niveau correspondant au point de courbure du chromosome.

6. Au cours de la diacinèse, les tétrades des éléments en V passent par un stade où elles dessinent une série de trois anneaux: deux terminaux disposés parallèlement à l'équateur et formés chacun par l'un des constituants des chromosomes bivalents; le troisième, intermédiaire, formé « by the junction of the proximal knobs » (*l. c.*, p. 213) des deux constituants.

7. Enfin, au cours de l'anaphase de la première division de maturation, on obtient des figures en anneau vertical ou en E.

c) *Les chromosomes en V chez les Phasmes.*

Chez les Phasmes étudiés, les importantes variations du nombre des chromosomes s'accompagnent de proportions diverses d'éléments courbés plus ou moins en V. Une étude plus attentive de ces derniers s'imposait pour voir : 1° si l'on pouvait retrouver chez eux les caractères des vrais chromosomes en V de ROBERTSON, et 2° si, en tenant compte de leur « bivalence », les variations de nombre ne s'avéraient pas purement superficielles.

1° **La présence de vrais chromosomes en V chez les Phasmes.** — Les catégories établies par ROBERTSON pour les diverses sortes de chromosomes courbés ont déjà été retrouvées dans l'étude analytique des espèces. Les tétrades en V ont été signalées par exemple dans *Parasosibia parva*, espèce dont les plaques équatoriales ne présentent pourtant pas d'éléments courbés. Par ailleurs, parmi les chromosomes arqués au moment de la métaphase, certains ne le sont qu'occasionnellement, dans certaines figures de mitose, et ont en anaphase une insertion terminale ; les autres le sont beaucoup plus régulièrement et conservent toujours le même aspect. Le *Menexenus semiarmatus* offre côte à côte ces deux sortes d'éléments.

On peut alors se demander si les chromosomes constamment courbés en V présentent tous les caractères décrits par ROBERTSON chez le *Chorthippus* et généralisés par lui. Entre toutes les espèces étudiées, *Sipyloidea panctius* convenait spécialement à cette recherche à cause de ses catégories bien tranchées de chromosomes.

1. Présence d'une région rétrécie, non chromatique, au point de courbure. Malgré une recherche attentive, l'existence d'une région achromatique n'a jamais été constatée à ce niveau. En poussant la différenciation, on voit seulement que le colorant disparaît progressivement à partir du point de courbure vers les extrémités. Ce fait semble dû simplement à ce que l'épaisseur du chromosome augmente dans ce sens. Quant à une constriction en ce point, elle est parfois visible dans les métaphases de la seconde division de maturation, chez *Menexenus* en particulier. Mais le plus souvent, on ne remarque qu'un amincissement régulier et continu à partir des bouts vers la pointe du V. Si l'on examine les figures données par

ROBERTSON (1916), les figures 161, 186, 188 par exemple, on voit d'ailleurs que, souvent, il ne représente lui-même que cet amincissement sans constriction localisée.

2. **En plaque équatoriale**, la position du chromosome en V, avec son sommet dirigé vers le centre de la figure chromatique, est habituelle. Quant à la conservation de la courbure à l'anaphase, elle a été signalée souvent dans l'étude analytique. C'est certainement un caractère distinctif très net.

3. **Centrotaxie « en gerbe » pour les chromosomes simples, « en bouquet » pour les V.** Dans la plupart des espèces étudiées, il a été signalé, au moment de la centrotaxie, l'existence simultanée de boucles et de filaments dressés. Il est hors de doute que, même dans les espèces à chromosomes tous simples, on trouve beaucoup d'anses aux deux extrémités rapprochées et polarisées, ainsi par exemple chez le *Phobaticus* et le *Parasosibia*. On ne peut donc admettre que toutes les formes en bouquet dérivent d'éléments en V.

4. **Position des boutons d'insertion des gemini.** La plupart des boutons d'insertion des *gmini* sont terminaux. Peut-on en trouver aussi aux points correspondant à la courbure des éléments en V ? Certains aspects fournis par les figures en strepsitène du *Sipyloidea* peuvent s'interpréter de cette manière ; mais il vaut mieux reconnaître que la taille réduite des cellules par rapport à celles du *Chorthippus*, la longueur des *gmini*, leur superposition n'ont pas permis d'établir sur ce point une certitude suffisante.

5. **Tétrades formées par une série de trois anneaux.** Certaines tétrades, tout au début de leur formation, ont été rencontrées chez le *Sipyloidea*, présentant cet aspect ou d'autres analogues avec écartement médian.

6. **La présence d'anneaux verticaux ou de figures en L** à la première division de maturation n'a été rencontrée que dans les espèces ayant des chromosomes en V. Les premiers sont très nets en particulier chez le *Sipyloidea*, les secondes chez le *Menevenus*. Ces formes sont directement liées à l'insertion atélomitique des éléments.

De cette revue rapide, il suit que les chromosomes en V se rencontrent en proportion variable chez les Phasmes étudiés ; ils sont caractérisés surtout par leur forme à la métaphase et à l'anaphase des divisions spermatogoniales et par leur mode de division à la

première cinèse de maturation. Parmi les autres caractères donnés par ROBERTSON, certains (forme en bouquet) ne sont nullement liés à un mode d'insertion, d'autres ne peuvent être retrouvés avec certitude chez les Phasmes. La bivalence de ces éléments n'est donc aucunement manifeste.

Il faut d'ailleurs remarquer que, même pour le *Chorthippus* étudié par ROBERTSON, la question est encore discutée ; MAC-CLUNG (1917) et CAROTHERS (1917) n'accordent pas de valeur aux critères proposés par ROBERTSON. Enfin, on doit tenir compte aussi, à ce propos, de l'action possible du fixateur et même d'agents externes : OHMACHI (1932a) a montré que la dilution du Flemming et l'abaissement de la proportion d'acide acétique « analyse the chromosomes into their component elements » (*l. c.*, p. 201) et SUZUKI (1932 et 1933) provoque par l'action des rayons X, des soudures et des séparations d'éléments chromatiques dont certaines même se révèlent héréditaires.

2. **L'hypothèse de la bivalence des éléments en V permet-elle de trouver un nombre type de chromosomes chez les Phasmes ?** — En admettant que les éléments à insertion atélomérique correspondent à deux autosomes soudés, arriverait-on à réduire les importantes variations numériques rencontrées ? Si, avec cette idée directrice, on regarde à nouveau la liste des nombres d'autosomes, on est frappé d'abord de rencontrer plusieurs multiples de la plus faible formule haploïde : 10. Deux espèces ont 20 autosomes, une 40, une 50. D'où l'idée de considérer les 20 éléments du *Greenia* et du *Sipyloidea* comme correspondant aux 40 du *Carausius juvenilis* soudés deux à deux. Mais il faut se rappeler que les chromosomes des deux premières espèces ne sont nullement comparables entre eux, et, de plus, il faudrait faire de tous leurs autosomes, des bivalents ; ce n'est manifestement pas le cas, puisque c'est dans ce même *Sipyloidea* qu'on voit le mieux les différences entre les chromosomes simples et en V. Le même raisonnement vaut *a fortiori* pour ne pas faire du *Phobaeticus* une forme pentaploïde de ces deux espèces.

De même, pour que le *Menexenus* (40 autosomes) puisse être rapproché du *Phobaeticus*, il faudrait y trouver six éléments en V, ce qui ne se vérifie pas.

Entre *Parasosibia* et *Phobaeticus*, il y a une différence de deux

éléments ; or tous sont simples dans l'une et l'autre espèce ; le seul moyen d'essayer un rapprochement serait de supposer que l'hétérochromosome du *Phobeticus* avec sa double courbure correspondrait à l'hétéro en bâtonnet du *Parasosibia*, auquel se serait soudée une paire d'autosomes. Cette supposition toute gratuite, inspirée par une simple comparaison de formes, ne pourrait se soutenir que si l'on voyait, avant la réduction, les autosomes se libérer. Or l'hétérochromosome de *Phobeticus* se comporte, de même que dans les autres espèces, comme un élément unique demeurant courbé à la première mitose de maturation.

Il est donc tout à fait factice de s'efforcer à tout prix d'établir des rapprochements entre ces nombres. Il vaut mieux conclure cette étude générale des autosomes en disant que :

1. Leur nombre varie beaucoup selon les espèces.
2. Ces variations ne concordent pas avec les subdivisions de la classification actuelle.
3. On y trouve des proportions variées d'autosomes droits et en V.
4. En comptant comme bivalents les éléments en V, on n'arrive pas à faire disparaître les variations numériques.
5. Dans toutes les espèces, on trouve une masse de chromatine approximativement constante bien que diversement morcelée. Les chromosomes sont, dans l'ensemble, d'autant plus gros que leur nombre est moins élevé.
6. Mis à part les deux microchromosomes de *Sipyloidea*, l'examen comparé des plaques équatoriales montre que les chromosomes simples, devenant plus volumineux à mesure que leur nombre diminue, conservent la forme *globuleuse* jusqu'à un maximum atteint chez le *Phyllium*, puis, leur nombre diminuant encore, ils revêtent une forme *allongée*. Tout se passe donc comme si, dans l'accroissement de la masse des chromosomes, il y avait un point critique au-dessous duquel la forme serait globuleuse, au-dessus duquel elle serait allongée.

3. — L'hétérochromosome.

Outre les autosomes qui viennent d'être étudiés, les observations contenues dans le premier chapitre ont toujours mentionné l'existence d'un hétérochromosome. Cet élément important dans toute

recherche sur la spermatogenèse, mérite, à la fois par son comportement spécial et par le rôle qu'on lui attribue, une étude particulière. Après avoir montré sa présence constante et les variations de son aspect selon les espèces, ce paragraphe comprendra un résumé de son évolution et une analyse de ses principaux caractères.

A. — *Présence constante d'un hétérochromosome unique.*

De toutes les espèces étudiées, aucune ne possède d'hétérochromosomes pairs du type XY. Toutes présentent un hétéro unique, un « monosome » dans le sens donné à ce mot par MONTGOMERY, et sont donc du type XO. De plus chez tous également, c'est à la première division de maturation qu'il passe tout entier à un pôle du fuseau ; il se divise toujours à la seconde. Des quatre spermatoïdes provenant d'une même spermatogonie, deux possèdent un hétérochromosome ; elles dérivent du même spermatocyte de second ordre.

Ces constatations sont valables aussi pour les espèces déjà connues antérieurement.

B. — *Variations de forme de l'hétérochromosome selon les espèces.*

Mais cette constance s'accompagne, comme pour les autosomes, d'une grande diversité de formes et de tailles, visible en particulier aux métaphases des dernières spermatogonies secondaires.

Le plus long et le plus nettement caractérisé est celui du *Phorbaticus* ; placé tout à fait à la périphérie de la plaque, il est doublement courbé alors que tous les autosomes sont simples. Sa longueur dépasse du double celle des plus grands autosomes ; dans trois plaques par exemple dont les éléments ont été mesurés sur le dessin, il atteint 36, 31 et 33 millimètres contre 14, 15 et 13,5. Bien plus, c'est la seule espèce où, à ce moment, sa chromatinité soit plus faible que celle des autres chromosomes.

Chez le *Phyllium* étudié, sa position et sa forme sont à peu près les mêmes ; sa taille, légèrement plus petite (28 à 32,5), le paraît d'autant plus que les autosomes sont plus volumineux.

Ses dimensions sont du même ordre de grandeur chez le *Sipyloidea panætius*, mais la présence d'autres éléments périphériques courbés et au moins aussi longs que lui le rendent plus difficile à identifier avec certitude. C'est peut-être aussi à cause de ces autosomes voisins que sa branche la plus longue se redresse souvent et qu'il prend la forme d'un J.

Les branches sont, de même, inégales et droites chez le *Menevenus* où on ne le distingue pas toujours aisément des autosomes courbés.

Elles sont, par contre, égales et courtes chez le *Carausius juvenilis*; mais l'hétérochromosome, ici, ressort bien à côté des autres éléments, tous simples.

La même courbure en U, mais avec les bras plus allongés, se rencontre chez le *Greenia rotundato-lobatus*, ce qui le rend difficilement reconnaissable parmi les autosomes longs et sinueux.

Enfin, seule de toutes les espèces étudiées, *Parasosibia parva* possède un hétérochromosome droit; il est pourtant caractérisé par sa taille un peu supérieure à celle des autres éléments (18,5 contre 16 pour le plus long autosome) et surtout par sa forme un peu renflée en massue.

L'examen des figures données par de SINÉTY (1901_b) et JORDAN (1908_b) permet d'étendre cette description comparative aux espèces qu'ils ont étudiées :

Dans l'*Aplopus mayeri*, JORDAN considère comme « possibly », l'identification comme chromosome accessoire, d'un élément ayant la forme d'un « large U-shaped body » (l. c., p. 286); cette désignation semble s'imposer en effet à l'examen de sa figure 4 où un élément impair, courbé, plus gros que les autres, est bien visible; on est pourtant surpris par son orientation, avec son point de courbure dirigé vers l'extérieur. Mais en regardant la figure 6 qui représente une cellule femelle à 36 chromosomes, on voit encore plus distinctement ce chromosome en U, tranchant sur ses voisins plus que dans les spermatogonies. L'étude de cette espèce serait donc à reprendre à ce point de vue.

Parmi les espèces qu'il a examinées, de SINÉTY n'a observé à ce propos que le *Leptynia*; on y voit (fig. 75) trois éléments courbés dont un, plus gros, est probablement l'hétérochromosome.

On peut donc conclure que l'aspect présenté par l'hétérochromosome dans les plaques équatoriales des spermatogonies secondaires de Phasmes, varie beaucoup d'une espèce à l'autre.

C. — *Evolution de l'hétérochromosome pendant la spermatogénèse.*

Des différences de formes analogues se retrouvent à tous les stades de la méiose; elles ont été signalées dans le premier chapitre. Il est plus intéressant d'en faire maintenant abstraction et de s'attacher à rechercher au contraire les transformations que l'hétérochromosome subit dans toutes les espèces étudiées, aux différents stades, de retracer en somme son évolution générale.

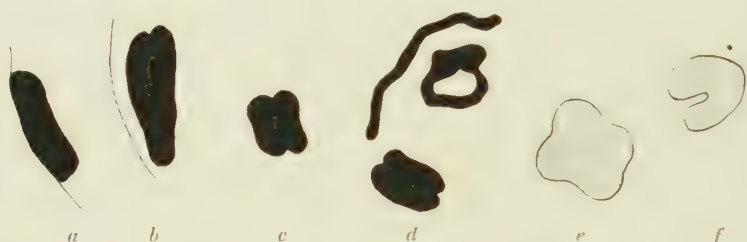


Fig. 102. — Aspects de l'hétérochromosome aux différents stades de la méiose; *a*, leptotène; *b*, centrotaxie; *c*, strepsitène; *d*, divers aspects pendant le repos postsyndétique; *e*, diacinèse; *f*, première division.

Les principales étapes de cette évolution ont été représentées schématiquement par la figure 102.

Sous la forme allongée qu'il revêt aux télophases spermatogoniales et qu'il conserve au début de la période préleptotène, il reste appliqué à la surface du noyau (*a*); puis il se condense un peu et, dès ce moment, il peut présenter une fente longitudinale qui le subdivise incomplètement. Quand la polarisation des filaments commence à s'établir, il s'allonge de nouveau et se dispose parallèlement aux autres éléments chromatiques, avec une de ses extrémités vers le pôle d'attraction (*b*); cette extrémité est plus ou moins amincie, parfois tout à fait effilée; la scission longitudinale apparaît alors nettement, soit à un bout, soit à l'autre, parfois aux deux. Il se raccourcit ensuite légèrement et son extrémité polarisée s'épaissit un peu, tout en restant plus étroite que l'autre: l'hétérochromosome est devenu piriforme. Sa condensation s'accroît au début du stade strepsitène (*c*); puis il s'allonge de nouveau. Pendant le repos postsyndétique, il revêt toutes sortes d'aspects:

parfois globuleux, parfois au contraire très allongé, il présente presque toujours une fente médiane; parfois même, il est à peu près complètement divisé et ses deux moitiés s'écartent l'une de l'autre, en V ou en anneau, (d).

Dès la fin de cette période et pendant la diacinèse, il redevient globuleux, tantôt quadrilobé, tantôt en U, mais en perdant un peu de sa colorabilité (e). Au moment où il quitte la plaque équatoriale pour se rapprocher d'un pôle, bien avant la division des tétrades (f), il a la forme courbée (sauf pour *Parasosibia* où il reste toujours en bâtonnet) avec son point de courbure vers le pôle voisin, et souvent une subdivision très visible. Distinct pendant le repos intercinétique, il se comporte à la seconde mitose comme dans les divisions ordinaires; il y est seulement plus visible et plus en retard sur les autosomes.

Dans les spermatides nouvellement formées où il est présent, il a la forme d'une masse globuleuse centrale, reliée par des anastomoses aux autres éléments chromatiques disséminés; puis sa coloration s'estompe, son volume diminue et il cesse bientôt complètement d'être visible.

L'évolution de l'hétérochromosome chez l'*Aplopus mayeri* est, dans la mesure où elle a été décrite par JORDAN (1908_b), tout à fait semblable à celle des espèces étudiées ici; il en est de même pour les quelques données fournies par de SINÉTY (1901_b) et PEHANI (1924 et 1925); il faut toutefois signaler que, chez le *Dixippus morosus* qu'ils décrivent, l'hétérochromosome est morcelé pendant le repos postsyndétique; il le reste d'ailleurs, comme on le verra plus loin, pendant les divisions de maturation.

On peut donc dire que l'évolution de l'hétérochromosome des Phasmes, comme le processus de la spermatogenèse, est, dans l'ensemble, uniforme dans les différentes espèces.

D. — *Caractères de l'hétérochromosome.*

Cet élément dont les transformations viennent d'être résumées, présente-t-il bien les caractères d'un hétérochromosome? Son évolution l'indique déjà; mais il n'est pas inutile de préciser les motifs de cette identification. Avec GUTHERZ (1906), on en donne généralement trois caractères distinctifs: sa forme et sa colorabilité spécia-

les, *hétéropycnose* : son isolement au moment de l'appariement des filaments chromatiques, *hétérosyndèse* ; et enfin son mode particulier de division, *hétérocinèse*. Une quatrième note, moins constante, y est parfois ajoutée, sa « nature double ».

a) *Hétéropycnose*. — Pris dans son sens strict, ce mot désigne l'épaisseur spéciale du chromosome X pendant que les autres prennent la forme de filaments ; mais il désigne aussi les différences de colorabilité qui, pour une part, en résultent. C'est ce dernier aspect de l'hétéropycnose qui sera repris ici. Dès les premières observations faites sur l'hétérochromosome, sa chromatécité particulière fut signalée. Plus ou moins prolongée, plus ou moins accentuée, son affinité pour l'hématoxyline se manifestait presque toujours plus intense. D'autres méthodes de coloration furent ensuite employées. Ainsi, entre autres, GUINEAZ (1906), par la triple coloration de Flemming, teinte l'hétérochromosome en violet parmi les autosomes rouges. D'après HOVASSE (1922), c'est aussi le seul élément nucléaire qui, chez le *Gryllus domesticus*, prenne l'hématoxyline au fer par la méthode mitochondriale de Regaud. VARDE (1929) étudie la colorabilité de l'hétérochromosome du criquet italien (*Calliptamus italicus*). Après fixation par le liquide de Lushosek et coloration par le mélange de Mann (éosine-bleu de méthylène), il observe que l'hétérochromosome est devenu violacé avec quelques points bleus ; les filaments correspondant aux autosomes sont bleus, et les nucléoles, pourpres. La coloration au carmin boracique-bleu de Lyon, après fixation au Helly, donne des filaments rouges dont se détache bien l'hétérochromosome en bleu ; celui-ci fixe également la fuchsine acide. Outre ces simples réactions tinctoriales, l'auteur montre que la réaction de Feulgen-Rossenbeck, qui caractérise la nucléine par l'acide thymonucléique, est très intense au niveau de l'hétérochromosome qu'elle distingue à la fois des autosomes plus pâles et des nucléoles qui restent incolores.

STEOPOE (1932), appliquant méthodiquement cette dernière technique à des Rhynchotes (*Nepa* et *Naucoris*) y trouve la même colorabilité, mais seulement à partir du stade pachytène.

Chez les Phasmes étudiés, une hétéropycnose accentuée est mise en évidence par l'hématoxyline. L'étude analytique des espèces, et en particulier du *Phobeticus*, a montré que l'affinité de l'hétérochromosome pour ce colorant varie le plus souvent en sens inverse de celle des autosomes. Même dans les mitoses spermatogoniales, il est sou-

vent plus pâle en métaphase et en anaphase, pour devenir plus foncé à la télophase. Sa chromaticité demeure plus forte jusqu'au stade pachytène; puis elle se manifeste surtout pendant le repos postsyndétique; elle diminue ensuite; quand les tétrades se condensent, il est plus gris qu'elles et il le reste jusqu'à la télophase de la première division, moment où il apparaît à nouveau plus foncé. Dans ces changements de colorabilité, une grande part revient à l'état plus condensé de l'hétérochromosome qui reste épais alors que les autosomes deviennent filamenteux; mais il y a aussi une différence plus profonde d'affinité.

Les modifications de la coloration d'Altmann, après fixation au Helly postchromé ou au B. O. S. U., montrent en effet que, seul dans le noyau, cet élément fixe énergiquement la fuchsine acide. Toutefois cette fuchsinophilie n'apparaît nettement qu'à la fin de la centrotaxie. C'est surtout pendant le repos postsyndétique qu'elle est accentuée; on retrouve à ce moment les figures en anneau, en ruban ou en globule dédoublé, tout à fait superposables à celles qu'offraient les préparations à l'hématoxyline. On peut comparer la figure 18 à la Pl. III, fig. 14, à ce point de vue. L'hétérochromosome fixe encore la fuchsine jusque dans les jeunes spermatides, où il apparaît en rouge vif, au milieu du noyau uniformément bleuâtre, Pl. III, fig. 15 et 16.

La réaction nucléale met aussi en évidence l'hétérochromosome. On le retrouve dès les mitoses spermatogoniales; dans les plaques équatoriales, il se détache à la périphérie avec la même forme que par l'hématoxyline, mais sa coloration est ici aussi prononcée que celle des autosomes. Contrairement à ce que STEPOUE (1932) a observé chez *Nepa cinerea* et *Naucoris cimicoides*, l'hétéropycnose est visible par ce réactif pendant toute la méiose, et en particulier en synizesis où un bâtonnet droit et épais se distingue des filaments fins. Pour les stades suivants, la réaction nucléale confirme les indications données par l'hématoxyline. La distinction est d'autant plus nette qu'il n'y a pas ici de nucléole plasmatique.

L'hétéropycnose du chromosome X est donc, chez les Phasmes étudiés, extrêmement accentuée et se prolonge pendant toute la méiose.

b) *Hétérosyndèse*. — Au moment où les filaments chromatiques s'apparient, l'hétérochromosome reste seul et dressé tout en subissant l'action de la polarisation. Cette hétérosyndèse ressort claire-

ment de tout ce qui a déjà été dit ; comme on vient de le voir, elle est plus nette encore que chez les Rhynchotes étudiés par STROOF, où l'hétérochromosome devient filamenteux comme les autosomes, sans qu'on puisse, à ce moment, l'identifier.

Bien plus, le comportement de l'hétérochromosome paraît plus indépendant de la centrotaxie que chez *Locusta viridissima*, d'après la description qu'en donne MOHR (1919b). Cet auteur suit en effet avec détail un repliement, une *Konflexion* de l'hétérochromosome sur lui-même ; ses deux extrémités, effilées et rapprochées, sont dirigées vers le pôle d'attraction ; puis leur accollement s'accroît et une fusion s'opère, d'une manière semblable à la soudure des filaments par paires : « Dieselbe Kraft, welche die parallele Konjugation der Autosomen bewirkt, führt gleichzeitig zur Konflexion des Monosoms » (*l. c.*, p. 674).

Chez les Phasmes, une fente longitudinale incomplète subdivise aussi, souvent, l'hétérochromosome à ce stade ; mais si, dans quelques espèces, *Parasosibia* par exemple, elle se localise dans la portion effilée, on la rencontre parfois aussi chez *Menevrenus*, *Sipyloidea* à l'extrémité opposée qui n'est donc pas un point de courbure. L'interprétation de cette forme comme celle d'un élément droit, fendu, semble préférable aussi si l'on se rappelle que, dans les spermatogonies au repos elles-mêmes, l'hétérochromosome granuleux présente parfois déjà un aspect tout semblable (ainsi *Parasosibia*, fig. 34). Mais surtout, la forme qu'il revêt chez le *Phobaeticus* pendant le synizesis ne peut pas s'interpréter par un repliement. On se souvient en effet qu'à ce moment, fig. 13 et 14, il est long, dressé, épais, et qu'à son extrémité non polarisée, les deux portions séparées par la fente s'écartent l'une de l'autre ; elles sont donc bien discontinues à ce niveau. De plus, admettre ici une *Konflexion* suivant le processus décrit par MOHR, supposerait un stade antérieur où l'hétérochromosome apparaîtrait, droit ou spiralé, deux fois plus long encore, ce qui le ferait longer la membrane nucléaire sur plus de la moitié de sa périphérie ; un tel stade, qui devrait être extrêmement frappant, n'a jamais été rencontré ; avant le synizesis, l'hétéro est au contraire plus court et ne revêt pas non plus l'aspect d'un gros filament aux nombreuses sinuosités, comme chez le *Decticus albifrons* d'après de WINIWARTER (1931).

Chez les Phasmes étudiés, l'hétérochromosome ne subit donc pas, de la manière décrite par MOHR chez *Locusta*, l'action de la

force qui provoque la conjugaison des autosomes. Il est ici, encore plus indépendant dans son hétérosyndèse.

c) *Hétérocinèse*. — La hâte de l'hétérochromosome à se rendre au pôle de la première mitose de maturation sans se diviser, sa division un peu retardée à la seconde ont été suffisamment décrites. Cette hétérocinèse est constante chez tous les Phasmes étudiés jusqu'à présent; il est inutile de revenir sur ce point. Mais il faut noter ici deux processus aberrants signalés par de SIXÉTY (1901_b).

Cet auteur décrit d'abord la formation, à la première mitose, d'éléments complexes, par soudure de l'hétérochromosome avec un autosome. Ainsi, chez *Leptynia attenuata*, « le chromosome spécial se présente sous la forme d'une barre courte et robuste accolée transversalement à l'extrémité d'un groupe quaternaire », l'ensemble affectant « la forme d'un L ». A l'anaphase, le « chromosome spécial proprement dit... demeure indivis et monte au pôle sans quitter la dyade à laquelle il est fixé » (l. c., p. 113). Chez le *Menezenus obtusispinosus*, l'hétérochromosome est quelquefois aussi, à ce moment, « en relation par une partie atténuée avec un des chromosomes de la couronne » (l. c., p. 112). Enfin celui du *Dixippus morosus* se comporte différemment; il apparaît morcelé en granules dispersés.

PEHANI, à son tour, chez *Carausius morosus*, voit également un certain nombre d'éléments simples « beiderseits frei in der Spindel verteilt » (1924, p. 426).

Aucune formation même accidentelle de chromosomes complexes, aucune fragmentation de l'hétérochromosome n'ont été constatées chez les autres espèces.

d) *Nature double de l'hétérochromosome*. — A presque toutes les phases de la méiose, une fente longitudinale a été observée. La plupart des travaux concernant cet élément signalent une subdivision analogue, plus ou moins permanente; mais elle a donné lieu à des interprétations diverses.

Chez *Locusta viridissima*, après avoir décrit le repliement dont il vient d'être question, MOHR signale une condensation de l'hétérochromosome; puis, c'est seulement au moment où les tétrades apparaissent que, par un processus parallèle, l'hétéro se subdivise longitudinalement par une fente, premier indice de la future division de cet élément à la seconde mitose; dès ce moment il forme donc une dyade. La fente, visible pendant la centrotaxie, simple

marque de reploiement, est donc de nature toute différente de celle de la diacinèse, vrai début de division.

Chez les Phasmes étudiés et spécialement chez le *Phobastius*, une telle opposition ne paraît pas admissible ; outre les arguments déjà donnés à propos de l'hétérosyndèse, il faut ajouter qu'on ne remarque pas de discontinuité absolue entre les fentes successives. Pendant le strepsitène, on peut voir parfois l'hétérochromosome fendu ; pendant le repos postsyndétique, il l'est presque toujours ; s'il y a des cellules en strepsitène par exemple où l'hétéro, globuleux, n'apparaît plus double — ce qui arrive aussi fréquemment d'ailleurs à la fin de la diacinèse — ces variations s'interprètent beaucoup mieux par la variation même de son état de condensation.

Pour Gross (1912), au contraire de Mourr., la nature double de l'hétéro lui est essentielle ; cet élément représenterait en effet une paire de chromosomes ordinaires en dégénérescence, conservant la trace de leur origine double.

L'étude de l'hétérochromosome des Phasmes ne montre dans cet élément, souvent volumineux, massif et ordinairement très homogène, aucune marque de régression ; sa forme spéciale nettement caractérisée, le distingue bien des autosomes ; quant à sa fente longitudinale, elle apparaît comme une indication précoce de la division, indication plus ou moins prononcée, plus ou moins permanente, suivant les variations de condensation de l'hétérochromosome.

Conclusions.

De cette étude générale de l'hétérochromosome chez les Phasmes pendant la spermatogenèse, les principales conclusions qu'on peut tirer sont les suivantes :

1. Dans toutes les espèces, il existe un hétérochromosome impair, du type XO ;
2. Il ne se divise qu'à la seconde mitose de réduction ;
3. Sa forme en métaphase varie beaucoup selon les espèces ;
4. Il possède très nettement tous les caractères d'un hétérochromosome ;
5. La première indication de sa division apparaît à un stade très précoce de la méiose, sous la forme d'une fente longitudinale.

II. — DISCUSSIONS

Sous ce titre seront abordées des questions cytologiques d'ordre plus général. Si l'étude des Phasmes ne permet pas de leur apporter de solution définitive, elle ajoute pourtant quelques nouveaux faits à leurs données.

1. — La gonomérie.

La première de ces discussions se rapporte à un problème soulevé par ROBERTSON (1930) à propos d'une comparaison cytologique d'individus obtenus par parthénogenèse et par reproduction sexuée dans la famille des *Tettigida*; les Phasmes présentant constamment ces deux modes de reproduction, il était intéressant de voir si leur étude confirmerait les vues de l'auteur américain.

A. — Théorie de ROBERTSON.

Les observations de ROBERTSON portent sur des *Apotettix eurycephalus* et des *Paratettix*, normalement bisexués, chez qui NABOURS avait constaté des cas de parthénogenèse. Les chromosomes, peu nombreux (13 chez le mâle) et disposés sur une seule rangée circulaire, se prêtent bien à l'observation. Après avoir relevé que, chez tous les individus assez âgés, la formule diploïde était réalisée, ROBERTSON détermine les paires de chromosomes homologues; puis il recherche les positions qu'ils occupent dans les plaques équatoriales. Il constate alors que chez les individus d'origine parthénogénétique, les chromosomes homologues, provenant d'une plaque haploïde dédoublée, restent généralement voisins; ils présentent « the tendency to the near each other » (*l. c.*, p. 240); de plus, tous les éléments sont groupés autour d'un centre unique. Chez les individus d'origine bisexuée, au contraire, les chromosomes homologues, provenant de la fusion de deux plaques haploïdes, restent écartés, ils tendent à se placer « in the opposite hemicycle of the plate » (*l. c.*, p. 241); et dans la plaque elle-même, on distingue deux centres; en somme les plaques d'origine paternelle et maternelle restent distinctes, d'où le nom de gonomérie, nom donné à ce phénomène par HAECKER qui l'avait observé dans les divisions de segmentation de Copépodes dès 1902.

Dans les animaux plus âgés et sauf pour les éléments reproducteurs, ces modes de distribution tendent à disparaître « through gradual intermingling » des chromosomes. Mais toujours des traces de la disposition primitive peuvent être reconnues.

B. — *La gonométrie chez les Phasmes d'origine bisexuée.*

Si la théorie de ROBERTSON est susceptible de généralisation, c'est donc une disposition gonométrique persistante que l'on devrait trouver chez les Phasmes d'origine bisexuée qui sont l'objet de ce travail. L'homologation des paires d'autosomes est ici plus difficile et leur arrangement, non plus en cercle mais en plaque, ne permet pas une évaluation aussi mathématique de leur position que dans les espèces étudiées par ROBERTSON. Toutefois un certain nombre d'observations permettent d'obtenir sur la question une certitude suffisante.

On sait que *Sipyloidea panetius* présente plusieurs paires de chromosomes faciles à distinguer et en particulier une paire d'éléments globuleux beaucoup plus petits que les autres. Or si l'on cherche la position que cette paire occupe, on constate que, dans la très grande majorité des plaques, les deux petits éléments sont situés l'un près de l'autre ; le plus souvent, un seul chromosome les sépare ; on peut s'en rendre compte d'après la figure 92 et la Pl. I, fig. 7. Toutefois cette position n'est pas absolument générale, et il est arrivé de trouver côte à côte, dans un même cyste, deux métaphases dont l'une avait ses deux petits autosomes voisins, tandis que dans l'autre ils étaient absolument opposés. Les mêmes constatations peuvent être faites pour les autres paires reconnaissables, en particulier pour les plus gros éléments courbés, souvent juxtaposés à la périphérie, et pour les longs éléments droits qu'on peut voir, comme dans la figure 92, disposés parallèlement l'un à côté de l'autre.

Dans les autres espèces, il est plus difficile de reconnaître avec certitude les chromosomes homologues ; mais dans la mesure où on peut le faire, on les trouve voisins. Ainsi en est-il pour les plus grands et les plus petits de chaque espèce, et pour les chromosomes courbés du *Menevensis* par exemple ; dans ce dernier cas, on peut remarquer que leur rapprochement est encore plus net chez la

larve que chez l'adulte. Enfin si on note sur le dessin d'une plaque, la taille des autosomes, mesurés par la méthode décrite précédemment, on voit que, d'une manière générale, les numéros voisins sont rapprochés ; mais encore une fois, cela n'est pas absolu.

Ces faits permettent de dire que, chez les espèces étudiées, les chromosomes semblables sont ordinairement rapprochés, mais que cette disposition n'est pas rigoureusement constante ; la gonomérie y est donc exceptionnelle.

Les figures données par JORDAN ne permettent pas d'ajouter à cette étude. Quant au *Leptynia* étudié par de SINÉTY, si le plus gros élément en V est bien l'hétérochromosome, les figures 73 et 75 montrent une position exactement opposée pour les deux autres chromosomes courbés ; elles seraient donc en faveur de la gonomérie. La distinction de l'hétéro n'est pourtant pas assez frappante pour que cette conclusion soit ferme.

Les observations précédentes s'opposent donc à une généralisation de la théorie de ROBERTSON ; elles n'infirment d'ailleurs nullement ce qu'il a observé sur son matériel. Il est possible que le grand nombre de chromosomes favorise l'« intermingling » des éléments d'origine paternelle et maternelle, au point de faire disparaître complètement la disposition primitive, toutefois l'exemple des larves de *Menezenus* n'est pas pour appuyer cette explication. Il est possible aussi que la force qui maintient écartés les éléments homologues, soit inhibée par la disposition sur plusieurs rangs.

On peut conclure, en tous cas, que, dans les spermatogonies secondaires des Phasmes d'origine bisexuée, existe une tendance au rapprochement des chromosomes homologues, et non pas à la disposition gonomérique comme chez les *Tettigidæ* étudiés par ROBERTSON.

Il faut noter aussi que, dans une espèce de *Tettigoniidæ* à reproduction normalement bisexuée, *Steiroxys trilineata*, DAVIS (1908) décrit comme la règle l'association des homologues, mais avec de nombreuses exceptions. Chez *Locusta viridissima*, MOHR (1919), observant de nombreuses variations dans la situation relative des homologues, n'y voit qu'« ein Spiel der Zufälligkeit » (l. c., p. 617).

2. — Mécanisme de la mitose; scission et écartement anaphasique.

Aux premiers auteurs qui ont étudié la caryocinèse, la division des chromosomes est apparue comme un phénomène passif d'entraînement subi par eux, que la force agissante fût une attraction ou une répulsion. L'analogie superficielle des figures mitotiques avec les lignes de force d'un aimant favorisait cette interprétation. Dans la suite, les divers temps de la mitose ont été décomposés, leur succession a été suivie vitalement et analysée expérimentalement en détail. BÉLAR (1928, 1929) a en particulier tenté une hypothèse de travail sur le mécanisme de la mitose.

A. — *Théorie de BÉLAR.*

L'un des points importants de cette théorie est qu'elle admet l'action successive de deux facteurs tout à fait différents, pour rendre compte de la division des chromosomes. Leur scission et le début de leur écartement seraient autonomes : « die Chromosomen nicht geteilt werden, sondern sich selbst teilen » (1928, p. 57). L'auteur fonde cette affirmation sur l'apparition assez fréquente de ces fentes dès la prophase et sur plusieurs faits expérimentaux ou anormaux, montrant des scissions en l'absence de tout fuseau. Quant à l'écartement des chromosomes-fils, au mouvement anaphasique proprement dit, il serait au contraire passif pour les chromosomes et nécessiterait leur mise en place préalable dans la plaque équatoriale; l'agent de l'écartement serait, soit la viscosité au point d'insertion du chromosome sur les fibrilles fusoriales, soit l'allongement de la portion du fuseau comprise entre les plaques anaphasiques, le *Stemmkörper*. Ce dernier agirait surtout en fin d'anaphase.

B. — *Faits fournis par l'étude des Phasmes en faveur de cette théorie.*

Deux faits tirés de l'étude analytique précédente viennent confirmer, sinon les détails de cette hypothèse, du moins l'attribution à deux facteurs différents de la scission et de l'écartement anaphasique.

Le premier de ces faits est le mode de division de l'hétérochromosome chez le *Phobeticus sinetyi*. Il a été signalé; la fente qui subdivise cet élément apparaît d'abord à l'extrémité de sa branche la plus longue, puis à l'autre, et, enfin seulement, atteint le point de courbure; l'extension de la fissure est donc centripète. Dans l'écartement anaphasique, au contraire, c'est au niveau du point de courbure, c'est-à-dire du point d'insertion, que le mouvement commence; de là, il gagne vers les extrémités de sorte que la branche la plus courte est libérée la première, selon le mode de division habituel des chromosomes courbés; l'écartement est centrifuge. Cette différence confirme bien l'idée que les deux mouvements sont indépendants et dus à des facteurs différents. On peut ajouter aussi que, l'hétérochromosome étant tout à fait tangent au fuseau par son point d'insertion, ses bras baignent dans le cytoplasme; les extrémités où se manifestent les premières indications de la scission sont donc en dehors du fuseau et ce n'est pas lui qui la détermine.

Le second fait qui vient à l'appui de l'hypothèse de BÉLAR est la non-disjonction observée chez le *Carausius juvenilis*. Dans ce cas, en effet, la scission de l'hétérochromosome a été très précoce et assez accentuée pour que, à la prophase de la seconde division de maturation, les deux hétérochromosomes-fils apparaissent déjà séparés; ces éléments restent distincts, près d'un pôle, sans prendre part à la constitution de la plaque équatoriale. C'est seulement lorsque les plaques anaphasiques sont bien éloignées l'une de l'autre, qu'on les voit au milieu de la figure mitotique; ils échappent dès lors totalement à l'ascension anaphasique, leur répartition dans les noyaux-fils dépendra du niveau où se différenciera la membrane. La théorie rend compte de ces faits; le retard de ces éléments à se rendre à l'équateur les soustrait à l'action du *Stemmkörper*. La scission est précoce et accentuée; l'écartement est nul. Les deux phénomènes sont donc complètement indépendants et le second apparaît bien lié à la présence des chromosomes dans la plaque équatoriale.

3. — Le synizesis.

Les avis des nombreux auteurs qui ont étudié les phénomènes préparatoires à la réduction, diffèrent beaucoup au sujet de la valeur à attribuer aux deux contractions nucléaires qui se produisent généralement, l'une au début de la période d'accroissement, le *synizesis*, l'autre à la fin, la *second contraction*. Bien que ces deux contractions soient ordinairement considérées comme similaires, elles ne sont pas entièrement comparables : la première accompagne la centrotaxie et les filaments s'y concentrent près du point de polarisation ; pendant la seconde, au contraire, c'est au centre du noyau que le peloton chromatique se resserre. C'est pourquoi il ne sera question dans ce paragraphe que du *synizesis*.

Les premiers auteurs qui ont constaté cette contraction en ont fait généralement un pur artefact dû à la fixation. Dans la suite, on retrouva le *synizesis*, postvitalement, sans aucune fixation ni coloration. De plus, la constance du moment où se manifeste ce phénomène, alors que les mêmes fixateurs ne le font jamais apparaître ailleurs, montra qu'il y avait là quelque chose d'autre qu'un simple artefact. Ce dernier argument semble tout à fait probant à GUILLERMOND (1933). Il n'exclut pourtant pas l'interprétation donnée par BÉLAR (1928 : celui-ci n'admet pas en effet le caractère vital du *synizesis* ; il y voit une contraction artificielle pouvant se produire, soit par la fixation, soit par les conditions défectueuses de l'observation postvitale, *vital Artefakt* ; elle met seulement en évidence une labilité très accentuée des éléments chromatiques à ce stade, labilité qui suffit à rendre compte de la constance du moment où s'observe le *synizesis*.

Chez les Phasmes, de nombreuses variations du *synizesis* ont été signalées dans le premier chapitre. Son intensité varie d'abord selon les espèces ; très accentuée chez le *Phobastiscus sinetiji* et le *Carausius juvenilis*, la contraction est au contraire à peine indiquée chez le *Phyllium bioculatum* et nulle chez le *Sipyloidea sapyrinus*.

Elle varie aussi selon les fixateurs employés ; après le Flemming faible et le Gilson, elle est très nette ; elle devient rare quand on utilise les fixateurs mitochondriaux, Helly ou B. O. S. U.

Elle varie enfin selon les cystes, allant de la simple agglomération des filaments près du point de polarisation, jusqu'à la forma-

tion de boules chromatiques homogènes qui sont certainement artificielles.

Ces trois simples observations ne font d'ailleurs que retrouver sur un nouveau matériel, la diversité bien connue des nombreuses espèces animales et végétales étudiées. Elles autorisent à conclure qu'il y a dans le synyzesis une certaine part d'artefact.

L'examen postvital et une étude plus attentive des préparations permettent d'apporter quelques précisions à cette conclusion.

Si, en effet, la part du mélange fixateur était exclusive, ou au moins très importante, on devrait, comme dans tous les cas d'artefacts de fixation, suivre la pénétration du fixateur. C'est ainsi que CLELAND (d'après GUILLIERMOND, 1933, p. 799) étudiant les anthères d'*Enothera*, signale que le peloton du synyzesis est toujours appliqué contre le « pôle nucléaire le plus proche de la surface libre de la cellule-mère, c'est-à-dire... à l'endroit le premier touché par le fixateur ». Or, dans les cystes du *Phobæticus* par exemple, si, assez souvent, tous les noyaux sont à peu près également contractés, on peut parfois remarquer que le synyzesis est plus accentué vers la périphérie de la coupe, c'est-à-dire dans la zone le plus rapidement atteinte par le fixateur. En rapprochant ce fait de ce qui vient d'être dit de l'action variable des différents fixateurs, on doit admettre que ceux-ci, lorsqu'ils provoquent une coagulation rapide des protéines (Flemming, Gilson), accentuent la contraction ; par contre, avec les fixateurs dont l'action coagulatrice est plus lente (Helly), ou dans les zones profondes moins rapidement atteintes par les premiers mélanges, le synyzesis est moins net. Ce phénomène dépend donc au moins pour une part, de la puissance d'action du mélange fixateur.

Cette dernière détermine-t-elle aussi la région nucléaire où se fait la contraction suivant l'idée émise par CLELAND ? L'examen d'ensemble des cystes ne favorise nullement cette hypothèse. On ne constate en effet aucune orientation générale des pelotons vers la surface de la coupe. On trouve facilement côte à côte des noyaux dont la disposition est inverse. Cette absence de régularité se constate d'ailleurs dans les figures d'ensemble données par différents auteurs sans intention spéciale (ainsi de SINÉTY, 1901_b et MONTGOMERY, 1910). Si le fixateur agit sur l'existence de la contraction, il est donc sans influence sur sa direction.

Enfin, en examinant sans coloration le contenu d'un testicule frais,

on peut retrouver les anses en centrotaxie, les plus grandes soutenant la membrane nucléaire dans la région opposée au pôle d'attraction; mais si l'examen se prolonge, on peut voir ces grandes boucles s'écarter de la membrane au niveau de leur point de courbure, celui-ci s'enfonce dans l'intérieur du noyau; on obtient ainsi des pelotons plus serrés de filaments d'où ne se détachent plus de vraies boucles. La membrane nucléaire, n'étant plus soutenue, s'affaisse parfois à son tour; l'aspect rappelle alors des formes souvent observées sur les préparations. On voit en somme se produire l'artefact postvital admis par BÉLAR.

Tous ces faits permettent d'interpréter le synizesis de la manière suivante : Dans le noyau, vitalement, la polarisation de la centrotaxie agit, soit sur une extrémité des filaments chromatiques, soit sur les deux. Par cette seule action, les filaments les plus courts sont déjà enchevêtrés et plus ou moins pelotonnés dans la région voisine du point de polarisation; les éléments plus longs se dressent dans la région opposée, au contenu clair; ils maintiennent la membrane nucléaire tendue de ce côté; très souvent, l'anse la plus grande s'applique exactement sous la paroi nucléaire. Pendant la nécrose de la cellule, peut-être par acidification, les longs filaments et les grandes boucles s'affaissent vers le peloton et la membrane nucléaire peut même s'invaginer un peu. La fixation produit le même effet beaucoup plus accentué, surtout quand elle provoque une coagulation brusque des protéines. Il y a donc, comme le supposait BÉLAR, une labilité spéciale, réelle du noyau à ce moment. Cette labilité semble liée à la polarisation; elle passe en acte par la mort ou l'action rapide de fixateurs énergiques; mais c'est la polarisation même qui fixe le lieu de contraction. Cette interprétation est confirmée par ce fait que, chez *Sipyloidea*, espèce possédant les filaments chromatiques les plus longs, masquant même la polarisation, le synizesis est nul; dans le *Phobeticus* au contraire où le synizesis est le plus accentué, les chromosomes sont petits et droits.

4. — L'interphase postsyndétique.

L'étude analytique a montré que la spermatogenèse des Phasmes présentait une phase spéciale déjà signalée par de SINÉTY (1901) comme « très intrigante » et tendant « à faire admettre comme un

arrêt momentané dans le développement des groupes quaternes » (*l. c.*, p. 104), phase de repos précédant la diacinèse et désignée sous le nom d'interphase postsyndétique. Il convient d'insister un peu sur ce stade caractéristique et d'essayer d'en dégager la signification.

A. — *Caractères de ce stade chez les Phasmes.*

Les caractères généraux de ce stade peuvent être résumés comme suit : Après le stade strepsitène (et non pas avant comme l'indique BÉLAR), les filaments chromatiques perdent leur colorabilité ; ils deviennent très fins et enchevêtrés, prenant ainsi un aspect réticulé qui rappelle les noyaux quiescents, bien que les travées soient ici plus fines et plus régulières. Seul, au milieu de ce réseau indistinct, se détache nettement l'hétérochromosome qui demeure très colorable, s'allonge et souvent se dédouble plus ou moins complètement, Pl. II, fig. 8.

La comparaison des espèces a montré aussi d'importantes variations dans la longueur de ce stade. Ses caractères sont accentués surtout dans le *Phobæticus sinetyi* et le *Parasosibia parva* ; chez le *Phyllium*, il ne débute qu'après la formation des tétrades et dure peu ; dans cette même espèce et chez le *Sipyloidea panætius*, la chromaticité générale des éléments s'affaiblit beaucoup moins. De SINÉTY, de même, avait trouvé ce stade dans le *Menexenus obtusipinosus* et le *Dirippus morosus*, non chez le *Leptynia attenuata*.

B. — *Est-il spécial aux Phasmes ?*

Tout en étant très net chez les Phasmes, ce stade ne leur est nullement spécial ; les figures classiques qui le représentent sont toujours celles de WILSON (1912) et se rapportent au genre *Lygrea* (Rhynchote). DEPDOLLA (1927), dans son étude d'ensemble sur la spermatogenèse des Insectes, considère même cette période comme « für die Heteroptera sehr charakteristisch » (*l. c.*, p. 921) ; il ne signale pas son existence chez les Phasmes. Le même auteur remarque aussi que l'intensité des caractères de ce stade varie selon les espèces d'Hétéroptères ; c'est ainsi que, dans le genre *Euschistus* par exemple, elle est très réduite.

WILSON (1925) généralise beaucoup plus la présence de cette phase dont il fait le stade *h*, le *diffuse-stage*. Il signale comme habituel dans la spermatogenèse, le cas où « the nuclei recede in greater or less degree towards the condition of a resting nucleus »; il fait de l'absence de cette période l'exception : « in some cases, the pachytene or diplotene is never lost to view (*Tomopteris*, urodeles, various *Orthoptera*, copepods, platods) » (*l. c.*, p. 545).

BÉLAR (1928) dit de même que l'*Interphasestruktur* se réalise « in manchen Fallen » et manque « in anderen » (*l. c.*, p. 173).

Chez les Orthoptères eux-mêmes, si des travaux détaillés comme ceux de WENRICH (1918), DARLINGTON (1932), ne signalent pas ce stade, d'autres notent une dédifférenciation des *geminii* après le strepsitène. Ainsi ROBERTSON (1931) observe chez les *Tettigidae* un « diffuse stage in which the threads open up, become spun out very fine, and lose their staining capacity ». Pourtant les figures 43 et 45 qu'il donne de la fin de ce stade, n'en manifestent pas les caractères; en particulier l'hétéropycnose du chromosome X y est beaucoup moins prononcée que chez le *Phobartius* ou sur les figures de WILSON relatives au *Lygæus*.

Ce qui est caractéristique de la spermatogenèse des Phasmes et des Hétéroptères, ce n'est donc pas l'existence même de cette période, mais sa durée prolongée et la grande netteté de ses caractères dans la plupart des espèces.

C. — *Signification de ce stade.*

D'une manière générale, les auteurs qui se sont occupés de cette période la rattachent à l'accroissement de volume du spermatocyte; le rapprochement s'impose alors avec la période de grand accroissement des oocytes; celle-ci se place en effet au même moment et présente à un degré plus accentué encore les mêmes caractères, en particulier la perte complète de colorabilité du noyau qui se transforme en « vésicule germinative ». Cette phase, plus ou moins développée dans les différents spermatocytes, varie aussi chez les oocytes, parallèlement à la quantité de deutoplasme accumulée pendant ce temps. Cette assimilation diminue considérablement la grande différence entre les processus de maturation des deux sortes

de gamètes, en la réduisant à une question de degré. Physiologiquement, l'interphase postsyndétique correspondrait, même dans la spermatogenèse, à un accroissement, à une accumulation de matériaux, donc à un moment de grande activité, le nom de repos nucléaire étant purement descriptif.

Au point de vue cytologique, lorsque la différenciation de l'hématoxyline est moins poussée, on peut remarquer que les filaments, extrêmement fins, sont pourtant encore doubles à certains endroits ; la même constatation peut être faite dans les espèces où la chromatité reste assez grande ; on peut donc admettre qu'il y a une certaine permanence des *gemi* du stade strepsitène : leurs constituants s'allongeraient, s'écarteraient partiellement suivant l'une des deux fentes, soit de conjugaison, soit de division ; d'où formation de boucles enchevêtrées produisant l'aspect réticulé. Peut-être même des ramifications naissent-elles des filaments comme dans les formes classiques de brosse, de « goupillons », de « Lampenbürste » des oocytes ; ce qui expliquerait les anastomoses apparentes du réseau.

Cette interprétation n'est qu'une hypothèse, mais elle rend compte de tous les faits observés et elle a en même temps l'avantage de faire rentrer ce stade, tant au point de vue cytologique que physiologique, dans le cadre général de la méiose.

DEUXIÈME PARTIE

ÉVOLUTION DES ÉLÉMENTS CYTOPLASMIQUES. SPERMIOGENÈSE

L'étude de la transformation des éléments cytoplasmiques au cours de la spermiogenèse a été, depuis quelques années surtout, l'objet de nombreux travaux, de discussions et d'interprétations contradictoires. Même en s'adressant aux espèces où ces éléments se présentent le mieux à l'observation (Hydrocorises par exemple), ces divergences n'ont pas été dirimées. Les gamètes des Phasmes, beaucoup moins favorables à de telles recherches, ne pourraient servir de base à une discussion générale sur ce processus; leur étude n'en est pas moins intéressante par les données qu'elle a fournies, d'autant que ce groupe avait été jusqu'ici complètement négligé à ce point de vue.

Cette seconde partie comprendra, comme la première, deux chapitres; dans le premier, seront rassemblés les résultats des différentes techniques cytoplasmiques, relatés aussi objectivement que possible; ces résultats seront ensuite comparés entre eux et dans les différentes espèces, puis confrontés avec les principales théories actuellement en présence au sujet de la spermiogenèse.

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE DES ESPÈCES

Comme pour l'étude du noyau, le *Phobæticus sinetyi* sera pris pour type et décrit en détail; les autres espèces seront ensuite passées en revue plus rapidement.

I. — *PHOBÆTICUS SINETYI* Br.

1. — Coloration à l'hématoxyline.

Avant d'examiner les résultats des techniques spéciales, colorations mitochondriales, imprégnations, examen vital, il n'est pas inutile de relever les indications fournies sur la spermiogenèse par la coloration générale à l'hématoxyline.

Lorsque le noyau de la spermatide s'est constitué, on peut voir, encore à côté de lui et parallèlement à sa surface, le centrosome qui, dans cette espèce, revêt alors la forme d'un filament; jamais celui-ci n'est renfermé dans une sphère idiosomique. Dans cette même région, le cytoplasme est plus abondant et renferme des granulations inégales. Bientôt, le filament centrosomique se redresse perpendiculairement à la membrane nucléaire; à côté de lui, un *Nebenkern* ⁽¹⁾, bloc grisâtre, régulier, en tonnelet, se distingue nettement; il est séparé du noyau par un grain noir aplati, fig. 32 et 103.

Bientôt, le grain noir subit une rotation qui l'éloigne du filament centrosomique; il se libère du *Nebenkern* qui s'estompe progressivement en s'écartant du noyau, puis cesse



Fig. 103. — *Phobæticus sinetyi*. — Position relative des principaux constituants cytoplasmiques de la jeunespermatide.

(¹) Ce terme imprécis est ici employé à dessein; la vraie signification de ce corps sera discutée plus loin.

d'être distinct ; il prend alors l'aspect d'un grain conique avec sa base appliquée contre le noyau, fig. 104.

Pendant ce temps, le filament centrosomique s'est allongé ; autour de lui se produit une condensation de substance chromatique formant un bâtonnet dont la longueur dépasse le diamètre nucléaire et qui constitue la pièce intermédiaire de la spermie, fig. 104 et sq.



Fig. 104. — *Phobeticus sinetyi*. — Début de la période de rotation.

Quand le grain noir est parvenu au pôle apical, il s'y aplatit en coiffant le noyau ; il représente donc alors l'acrosome ; et le Nebenkern au contact duquel il s'est formé peut être considéré comme un idiozome, au sens actuel du mot. C'est à partir de ce moment que le noyau commence à s'allonger pendant que les éléments chromatiques qu'il renfermait, disparaissent ; à la période de rotation a fait suite la période d'étirement. Sur les préparations peu différenciées, l'acrosome et la pièce intermédiaire — celle-ci atteignant une longueur presque double de celle du noyau — sont également et uniformément colorés ; la figure 105 représente une cellule plus différenciée ; on y remarque d'abord, au pôle apical, l'acrosome recouvert lui-même par une coiffe légèrement colorée,

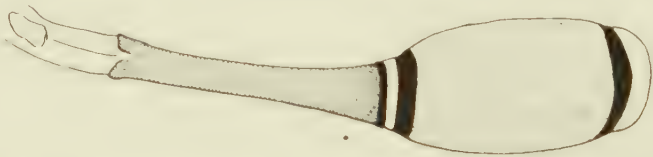


Fig. 105. — *Phobeticus sinetyi*. — Début de l'étirement de la spermie d'après une coupe.

qui deviendra probablement le perforateur. Au pôle opposé, on distingue, contre le noyau, un anneau très chromatique, séparé de la pièce intermédiaire par une étroite bande incolore. La pièce intermédiaire elle-même est beaucoup plus colorée vers le noyau que vers le flagelle ; on voit de plus, dans cette dernière région, que l'axe n'a pas fixé l'hématoxyline. Souvent un peu de cytoplasme subsiste autour de la pièce intermédiaire, renfermant des éléments irréguliers grisâtres.

Les frottis mettent mieux en évidence le cytoplasme des spermies qui y présentent des aspects, tel celui de la figure 106, donnant de l'ensemble de la cellule une image plus exacte.



Fig. 106. — *Phobeticus sinetyi*. — Début de l'étirement de la spermié d'après un frottis. — Gr. : 2.750.

Dans la suite, le noyau devient tout à fait homogène et son volume diminue, il n'est guère plus large que la pièce intermédiaire, dont il n'a plus que le tiers de longueur. Le cytoplasme



Fig. 107. — *Phobeticus sinetyi*. — Stade avancé de l'étirement de la spermié.

glisse en arrière autour de la base du flagelle, avec les éléments figurés qu'il renferme, fig. 107.

On passe ainsi au spermatozoïde conforme au type habituel chez les Insectes : tête et pièce intermédiaire non distinctes l'une de l'autre, étroites, condensées, pointues en avant, en aiguille ; le flagelle est muni d'une membrane hélicoïdale dans laquelle se distinguent encore par places des éléments figurés granuleux.

2. — Coloration mitochondriale à la fuchsine.

A. — *Durant la méiose.*

Les colorations à la fuchsine anilinée, appliquées selon les méthodes indiquées au début de ce travail, donnent les résultats suivants :

Dans les spermatogonies, le cytoplasme est très peu abondant et les éléments du chondriome entourent tout le noyau d'une zone étroite où ils sont extrêmement serrés, fig. 108 ; leur ensemble constitue une « mince croûte » très dense, telle qu'en a décrit

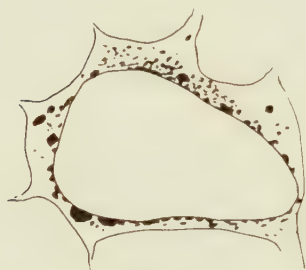


Fig. 108. — *Phobæticus sinetyi*. — Spermatogonie. Fixation au B. O. S. U. Coloration d'Altmann-Hollande. Gr. : 2.750.

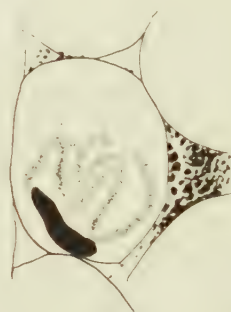


Fig. 109. — *Phobæticus sinetyi*. — Début de la période d'accroissement, chondriome polarisé. Mêmes coloration et gr.

HOSSELET (1931) chez le *Culex*. Mais contrairement à ce que dit cet auteur, il ne s'agit pas ici d'une « substance prémitochondriale sans structure » ; cette zone est hétérogène et, si le tassement rend difficile à déterminer la forme de ses constituants, on y reconnaît cependant une « composition », un amas de corpuscules simples, probablement granuleux.

Pendant que le noyau subit la centrotaxie, le chondriome se polarise lui aussi ; tous ses éléments se groupent en un amas très serré, fig. 109. Comme on l'a vu précédemment, l'hétérochromosome est, dès ce stade, également fuchsinophile. Cette polarisation subsiste et atteint même son intensité maxima au début du stade strepsitène, fig. 110, pendant lequel la masse totale du chondriome

augmente et la forme des chondriocotes commence à être visible.

Pendant l'interphase postsyndétique, la polarisation s'efface ; des grains et de courts filaments fuchsinophiles épars sont de nouveau distincts tout autour du noyau, Pl. III, fig. 14. Vers la fin de l'accroissement, les éléments du chondriome se dispersent tout à fait dans le cytoplasme accru et par suite s'individualisent en chondriocotes.

Durant les mitoses de maturation, un amas mitochondrial impor-



Fig. 110. — *Phobeticus sinetyi*. — Polarisation maxima du chondriome ; Début du stade strepsitène. Fixation au B. O. S. U. Coloration d'Altmann-Hollande. Gr. : 2.750.



Fig. 111. — *Phobeticus sinetyi*. — Chondriome pendant la première division de maturation. Mêmes coloration et gr.

tant se trouve placé sur le côté du fuseau, au niveau de l'équateur, fig. 111 ; il se subdivise et ses deux portions s'écartent dès le commencement de l'anaphase.

Dans le spermatocyte de second ordre, au moment où le flagelle commence à se constituer, le chondriome est formé d'éléments dispersés, en courts chondriocotes bien individualisés, Pl. III, fig. 15 ; d'autres, plus épais, s'y trouvent associés ; ce sont des éléments « pachynétiques », des « lépidosomes » au sens de PARAT (1929). Enfin, près de la racine du flagelle, un gros bloc irrégulier, correspondant à l'idiozome des préparations à l'hématoxyline, se distingue nettement. On le voit mieux dans la spermatide où il semble généralement massif ; mais lorsqu'il est lui-même sectionné par la coupe, on peut voir que son écorce est fortement fuchsinophile et formée d'éléments rapprochés, fig. 112 et Pl. III, fig. 16 ; son centre se colore aussi, légèrement, d'une manière diffuse.

Dans la spermatide jeune, les corps fuchsinophiles sont donc, outre l'hétérochromosome quand il est présent et le centrosome légèrement coloré, les mitochondries proprement dites, groupées surtout en arrière du noyau, les lépidosomes et, partiellement, l'idiozome.



Fig. 112. — *Phobastiscus sinetyi*. — Jeune spermatide; constitution de l'idiozome. B. O. S. U. Altmann-Hollande. Gr. : 2.750.

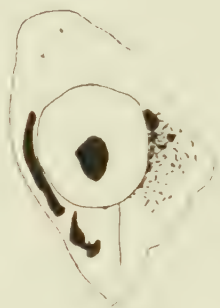


Fig. 113. — *Phobastiscus sinetyi*. — Jeune spermatide; idiozome ouvert. Gr. : 2.750.

B. — Pendant la spermiogénèse.

Au cours de la première partie de la spermiogénèse, c'est-à-dire pendant la rotation de la spermatide, tous ces éléments subissent une évolution dont les deux phénomènes essentiels sont la formation de la pièce intermédiaire et la différenciation et la migration de l'acrosome.

L'écorce de l'idiozome s'ouvre, se déplie; elle dessine ainsi d'abord un U, puis une bande allongée un peu courbée, presque appliquée contre le noyau dont elle est pourtant séparée au moins par endroits. Une portion remonte alors sur le côté, vers le pôle apical, fig. 113. Au moment où elle l'atteint, elle s'y présente sous la forme d'une calotte laissant entre elle et la membrane nucléaire un espace de plus en plus réduit. Un reliquat de l'idiozome se désagrège sur place en petits blocs isolés.

Pendant ce temps, les chondriocentes sont groupés vers le pôle opposé, tout autour du filament centrosomique allongé et à peu près parallèlement à lui, Pl. III, fig. 16.

La spermie commence alors à s'étirer. En avant d'elle, la calotte fuchsinophile se condense en s'appliquant tout à fait contre le noyau ; une coiffe azurophile la couvre encore ; elle correspond nettement, à ce moment, à l'acrosome que les préparations à l'hématoxyline montraient recouvert par une zone grisâtre.

Vers l'arrière, les chondriocentes se condensent autour du centrosome, formant, par leur fusion, la volumineuse pièce intermédiaire. On arrive ainsi à une forme « en raquette », très caractérisée à la fois sur les frottis et sur le vivant. Les spermatozoïdes immatures de ce stade, devenus libres et mobiles, comportent un flagelle assez court et mince rattaché à la région principale aplatie et ovulaire. L'axe rigide de cette région est occupé en arrière par la pièce intermédiaire qui fixe énergiquement la fuchsine ; par différenciation progressive on voit ici encore que sa portion antérieure est beaucoup plus condensée, le reste étant formé de grains autour du filament central ; puis l'axe se continue par le noyau azurophile, à moitié moins long que la pièce intermédiaire et très légèrement plus large ; enfin, en avant, on voit l'acrosome rouge vif recouvert par la coiffe bleutée. De part et d'autre de cet axe, le cytoplasme ovale, assez abondant, renferme dans sa portion la plus large, des blocs rouges irréguliers, résidus probables des lépidosomes et du chondriome, Pl. III, fig. 17.

L'étirement continue alors ; le cytoplasme s'écoule vers l'arrière ; sa masse principale enveloppe bientôt la pièce intermédiaire sur les côtés de laquelle se retrouvent les blocs résiduels, comme dans la figure 107. Le noyau fait fortement saillie en avant ; il semble devenu fuchsinophile ; mais les coupes transversales montrent que cette coloration est superficielle, dessinant un mince anneau rouge autour d'une masse centrale orangée. Il est à remarquer aussi qu'à ce moment encore, alors que le cytoplasme périnucléaire n'est plus distinct, la petite coiffe bleue qui recouvre l'acrosome reste bien visible. Enfin ce dernier élément, bien que coloré comme le noyau, s'en distingue pourtant par sa tonalité plus foncée.

Dans la suite, le cytoplasme continue son mouvement d'écoulement tout le long du flagelle où il forme la membrane ondulante ; dans cette dernière, on voit par endroits les restes épars des lépidosomes. Pour aboutir au spermatozoïde, il ne se produit plus dès lors qu'une condensation de tous les constituants cellulaires, Pl. III, fig. 18 et 19. L'acrosome, le noyau et la pièce intermé-

diaire, qui ne sont plus distincts l'un de l'autre, deviennent plus étroits que le flagelle avec sa membrane ⁽¹⁾; celui-ci lui-même s'entoure d'une gaine fuchsinophile très mince.

3. — Imprégnations métalliques.

Les imprégnations métalliques donnent, comme c'est le cas général, des résultats très différents selon le temps d'imprégnation et même selon les régions des pièces.

Les techniques à l'osmium ont donné deux catégories principales d'images. Lorsque l'osmification est très poussée, on obtient dans



Fig. 114. — *Phoboceticus sinetyi*. — Imprégnation de l'idiozome de la spermatide. Différents aspects. Fix. Champy-Nassonov : osmification, 17 jours. Gr. : 2.750

les spermatogonies, des grains noirs serrés autour du noyau; puis ces grains se polarisent au cours de la période d'accroissement. Les spermatocytes possèdent dans toute la zone péri-nucléaire, des corpuscules noirs épars et, d'un côté, un bloc plus important, ou, parfois, quatre blocs écartés les uns des autres. Dans les figures de mitose, les grains sont dispersés tout autour du fuseau et nombreux surtout vers les pôles. Dans les spermatides, on retrouve l'idiozome imprégné; parfois, il forme une masse homogène, compacte, souvent accompagnée par un ou deux globules plus petits situés entre lui et le noyau; souvent aussi, on remarque que l'écorce seule est noire, soit complètement, en anneau, soit partiellement, en C, rappelant alors la forme classique des « dictyosomes », fig. 114. Jusqu'à là, les résultats de l'imprégnation semblent bien superposables à ceux des colorations à la fuchsin anilinée; mais, dans la suite,

(1) Il ressort de tout ce qui vient d'être dit que le terme de pièce intermédiaire est pris ici *sensu stricto* et non, selon l'interprétation de BOWEN (1924), étendu à toute la portion du flagelle garnie d'une membrane.

ni l'acrosome, ni la pièce intermédiaire ne prennent l'osmium. Dans les jeunes spermatozoïdes, on peut voir encore les résidus mitochondriaux, imprégnés, de part et d'autre de la pièce intermédiaire, dans une disposition rappelant complètement celle de la figure 106. On peut donc dire que, sur ces préparations, ce sont, dans l'ensemble, le chondriome et les lépidosomes qui sont imprégnés.

Lorsque l'imprégnation a été plus faible, et en particulier par la fixation au B. O. S. U. suivie d'osmification, les images obtenues sont toute différentes : on voit, dès les spermatogonies, un amas de granules noirs, bien délimités, polarisés contre le noyau, fig. 115. Cette figure se retrouve jusqu'à la fin de la période d'accroissement. A ce moment, cet amas s'est subdivisé en quatre groupes, fig. 116. Dans les spermatides, on ne trouve plus, ordi-



Fig. 115. — *Phobeticus sinetyi*. — Spermatogonie.



Fig. 116. — *Phobeticus sinetyi*. — Fin de la période d'accroissement.



Fig. 117. — *Phobeticus sinetyi*. — 'Jeune spermatide. Fix. B. O. S. U.; postosmié 8 jours. Gr. : 2.750.

nairement, qu'un ou quelques petits grains placés du côté distal du noyau et un peu écartés de celui-ci, fig. 117.

Quant aux imprégnations à l'argent, elles n'ont donné, comme souvent dans la lignée séminale, que des colorations peu électives, mais où l'on reconnaît pourtant un bloc polarisé plus important parmi des granulations très nombreuses.

4. — Observations vitales.

Les meilleures colorations vitales au *rouge neutre* ont été obtenues par les observations faites six heures environ après l'injection du colorant. Dans ces conditions, le vacuome décelé dans les spermatocytes forme quelquefois quatre, mais le plus souvent un amas

unique, dense et appliqué contre le noyau, fig. 118. Il arrive même qu'après la première division de maturation, le cytoplasme tardant à se scinder, on voit un petit groupe de vacuoles accolé à chacun des noyaux, du côté de l'ancien équateur fusorial, fig. 119.



Fig. 118. — *Phobæticus sinetyi*. — Coloration vitale au rouge neutre; spermatocyte. Gr. : 2.000.

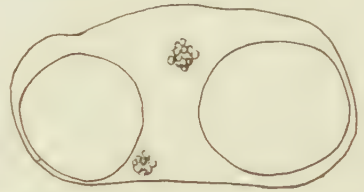


Fig. 119. — *Phobæticus sinetyi*. — Spermatocytes de second ordre avant leur cytodiérèse.

Dans les jeunes spermatides, on distingue, à côté de la racine du centrosome, une ou quelques petites vacuoles groupées un peu à l'écart du noyau, fig. 120, donc dans la position de l'idiozome : de plus on peut, pendant la rotation, voir le grain acrosomique, sous



Fig. 120. — *Phobæticus sinetyi*. — Coloration au rouge neutre; jeune spermatide. Gr. : 2.000.

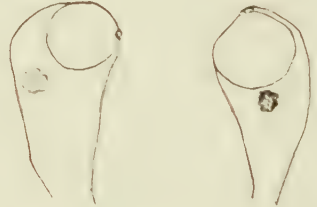


Fig. 121. — *Phobæticus sinetyi*. — Spermatide durant et après la rotation de l'acrosome.

la forme qu'il avait sur les préparations à l'hématoxyline, se colorer légèrement, jusqu'au moment où il parvient au pôle apical, fig. 121 ; une fois qu'il a atteint sa place définitive, il cesse bientôt de fixer le rouge neutre. Par contre, même après cette rotation, le groupe de vacuoles basales reste encore colorable ; puis aucun élément n'est plus mis en évidence.

On peut dès maintenant remarquer que les résultats de la coloration au rouge neutre sont, dans l'ensemble, superposables à ceux que donnaient les imprégnations faibles décrites précédemment.

Parmi les éléments fuchsinophiles, le *Vert Janus* colore, durant la méiose, le chondriome et partiellement les lépidosomes ; dans les spermatides, il met en évidence des grains et filaments groupés près du noyau, autour de l'idiozome, fig. 122 ; de celui-ci même la périphérie seule se colore en partie. Pendant la rotation, la bande allongée que montrait la fuchsine, fig. 113, prend aussi le *Vert Janus*, tandis que les résidus idiozomiques ne se colorent que très faiblement et partiellement.

Sans aucune coloration, on peut distinguer d'ailleurs, dans la jeune spermatide, l'idiozome sous l'aspect d'un corpuscule grisâtre dont le centre est plus réfringent. La forme en raquette, décrite d'après les frottis, est très frappante aussi sur le frais, d'abord par son aspect. L'axe, très brillant, ressort nettement dans le cytoplasme qui est granuleux surtout vers la base ; de part et d'autre de l'axe, on retrouve aussi les blocs réfringents à surface irrégulière, correspondant aux restes des lépidosomes. Le mouvement de ces cellules est également caractéristique :

le flagelle reste en effet à peu près immobile tandis que le cytoplasme de la région ovalaire se courbe et se redresse tour à tour, l'axe rigide pouvant parfois faire fortement saillie. Ultérieurement, on retrouve le stade où le cytoplasme passe vers l'arrière, sur les côtés de la pièce intermédiaire, avec les blocs qu'il contient. Enfin on voit, en abondance, les spermatozoïdes mûrs avec leur tête rigide et mince poussée par le flagelle souple dont la membrane ondulante fonctionne sans arrêt.



Fig. 122. — *Phobeticus sinetyi*. — Spermatide ; coloration vitale au *Vert Janus*. Gr. : 2.000.

II. — AUTRES ESPÈCES

Dans l'ensemble, la spermiogenèse des autres espèces de Phasmes étudiées s'opère selon le même processus que chez le *Phobeticus sinetyi*. Ce que l'on ne retrouve pourtant dans aucune autre, c'est la taille énorme de la pièce intermédiaire ; partout ailleurs, c'est le noyau qui est plus grand. Sans reprendre chaque fois en détail toute la spermiogenèse, il suffira de signaler les principales particularités de chaque espèce. L'étude du *Phyllium* sera

faite en dernier lieu à cause de faits spéciaux qui y ont été observés; pour le reste, l'ordre sera le même que dans la première partie.

1. — « *Parasosibia parva* ».

Dès cette première espèce, les trois constituants principaux de la portion antérieure de la spermie, ont des proportions toute différentes de celles du *Phobacticus*; si on les mesure au moment le plus avancé de la période d'étirement où ils soient encore distincts l'un de l'autre, on constate que pour une longueur totale de 11 par exemple, le noyau occupe presque tout, 9,4; la pièce intermédiaire, courte, presque aussi large que longue, un peu rétrécie vers l'arrière, 0,8; c'est donc à peu près la même taille qu'atteint



Fig. 123. — *Parasosibia parva*. — Spermie.

l'acrosome, qui a ici la forme d'un simple grain très vite aminci en pointe vers l'avant, fig. 123. L'étirement du noyau est, dans cette espèce, extrêmement accentué, donnant au jeune spermatozoïde une forme allongée et très fine, caractéristique. Les observations vitales donnent les mêmes résultats que dans l'espèce type; le Vert Janus colore bien le chondriome dispersé des spermatogonies, mais très légèrement la pièce intermédiaire.

2. — « *Menexenus semiarmatus* ».

La spermiogenèse du *Menexenus* ressemble à celle du *Parasosibia*; la pièce intermédiaire a la même forme et à peu près la même longueur; le noyau également, mais comme il est plus large, l'élongation semble moins accentuée. On suit très bien, dans cette espèce, les transformations de l'acrosome après son arrivée au pôle antérieur, fig. 124. D'abord aplati, en calotte, il devient rapidement haut et étroit, pendant que le noyau s'allonge; puis il prend la forme d'un bouton, pour devenir finalement pointu,

triangulaire. Sur le vivant, au moment où le cytoplasme entoure et dépasse encore vers l'avant l'axe rigide du noyau, on observe facilement les mouvements de godille de cette bordure cytoplasmique qui, tout en se creusant en cuiller, se plie et se redresse tour à tour.



Fig. 124. — *Menevenus semiarmatus*. — Formes successives de l'acrosome.

3. — « *Carausius juvenilis* ».

La spermie de cette espèce est plus courte, le raccourcissement portant sur le noyau ainsi que sur l'acrosome ; celui-ci est très

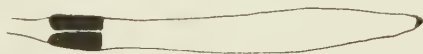


Fig. 125. — *Carausius juvenilis*. — Spermie.

réduit, formant au début un mince liseré qui s'épaissit et se creuse en anneau, puis, après condensation, un très petit bouton en avant du noyau, fig. 125. La coloration vitale au Vert Janus ne teinte pas les lépidosomes résiduels dans les spermies ; elle met au contraire en évidence les mitochondries dispersées qui, à un certain moment, apparaissent disposées en un anneau équatorial autour du noyau allongé.

4. — « *Greenia rotundato-lobatus* ».

Cette espèce permet de suivre d'une manière particulièrement nette la rotation préparatoire à la mise en place de l'acrosome, même sur les préparations à l'hématoxyline; elle s'effectue comme dans l'espèce précédente. Au début, on voit une calotte juxtannucléaire basale, fig. 126. Un peu avant de parvenir au pôle antérieur,



Fig. 126. — *Greenia rotundato-lobatus*. — Stades de la formation de l'acrosome.

elle est souvent transformée, sur les coupes, en un anneau au centre clair; cet aspect persiste jusqu'à un stade très avancé de l'étirement; la lumière de l'anneau disparaît à la fin de cette période; l'acrosome compact est formé. D'abord assez haut et arrondi en avant, il se condense normalement. La pièce intermédiaire, proportionnellement un peu plus longue que dans les espèces précédentes, revêt pourtant la même forme.

5. — « *Sipyloidea panætius* ».

L'aspect de l'acrosome en formation est tout différent dans le *Sipyloidea panætius*; au début de la rotation, on voit un simple trait un peu courbé, appliqué contre la membrane nucléaire; puis il s'allonge énormément; au moment où il occupe le pôle antérieur, il se prolonge sur les côtés, entourant le noyau comme d'une demi-ceinture. La figure 127 montre l'aspect du noyau à ce stade, de profil et de face; on pourrait prendre cette sorte de filament allongé pour une desmose; mais il n'atteint pas la région centrosomique. D'après l'ensemble des techniques appliquées, on se rend compte que ce long filament, fuchsinophile, renferme entre lui

et le noyau, l'acrosome proprement dit, légèrement colorable par le rouge neutre. Il correspond donc bien à cette portion externe de l'idiozome qui a été décrite chez le *Phobastiscus* comme s'ouvrant et contournant le noyau. Plus tard, l'acrosome, condensé, revêt la forme habituelle de grain.



Fig. 127. — *Sipyloidea panætius*. — Spermie à la fin de la période de rotation; *a*, vue de profil; *b*, vue par l'avant.

6. — « *Phyllium bioculatum* ».

Les spermies de cette espèce diffèrent de toutes les autres. L'étiement y est en effet beaucoup moins accentué; le noyau reste



Fig. 128. — *Phyllium bioculatum*. — Spermie après la période de rotation.

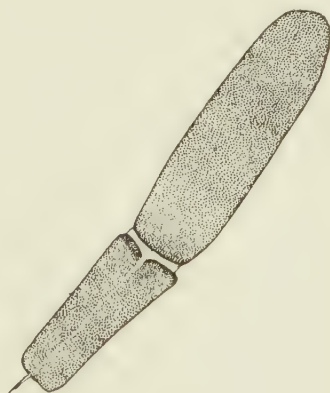


Fig. 129. — *Phyllium bioculatum*. — Spermie en période d'étiement.

relativement large, tout en atteignant la même longueur que dans les deux dernières espèces; sa forme générale est donc plus ova-

laire. Au pôle antérieur, il porte un acrosome extrêmement réduit : celui-ci, au moment où il est le plus développé, forme une calotte très mince, fig. 128 ; très tôt, il se confond avec la masse nucléaire. Quant à la pièce intermédiaire, elle est loin d'atteindre la longueur de celle du *Phobastius*, mais elle dépasse presque du triple celle des autres espèces, fig. 129 ; elle est séparée du noyau par une étroite bande incolore, son axe ne prend pas les colorants et sa portion proximale est plus condensée. Le Vert Janus teinte légèrement l'acrosome et assez nettement le tour de la pièce intermédiaire.

Mais cette espèce est intéressante surtout parce qu'elle présente

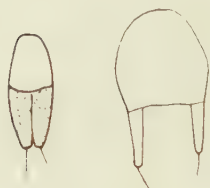


Fig. 130. — *Phyllium bioculatum*.
— Spermie à deux pièces intermédiaires *in vivo*. Gr. : 2.000.

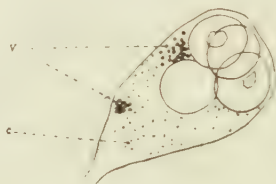


Fig. 131. — *Phyllium bioculatum*.
— Tétrastermatide : coloration double au rouge neutre-Vert Janus. Gr. : 2.000.

très souvent deux phénomènes qu'on ne rencontre ailleurs qu'à l'état d'exception et d'une manière moins accentuée.

C'est en premier lieu la formation de spermies pourvues de deux pièces intermédiaires et de deux flagelles. De telles spermies ont été signalées déjà chez divers Orthoptères. DEPPOLLA (1927) en représente d'*Edipoda* et les interprète comme des spermies géantes. Elles existent chez *Carausius juvenilis* et *Sipyloidea panatius* en particulier ; chez le *Phyllium*, ce phénomène est rendu plus frappant par les dimensions de la pièce intermédiaire, fig. 130. Sur le frais, les deux flagelles des éléments ainsi constitués se meuvent suivant le mode habituel, rapidement et synchroniquement ; dans la nécrose, l'un des flagelles peut pourtant être immobilisé avant l'autre.

Le second fait trouvé dans cette espèce est plus spécial : on rencontre de temps en temps, dans les autres Phasmes étudiés, deux spermatocytes de second ordre, contenus dans un cytoplasme commun, quelquefois même quatre spermatides. GILSON en a décrit dès

1885 chez les Orthoptères. Ici, ce phénomène est très fréquent et se retrouve jusque dans les spermies avancées. Les préparations à l'hématoxyline avaient déjà montré que, souvent, on distinguait, côte à côte, les quatre spermatides sœurs dont deux pourvues d'un hétérochromosome, fig. 84. Les frottis et l'observation vitale ont permis d'expliquer cette particularité. On y trouve, en effet, les quatre noyaux des spermatides groupés dans un cytoplasme commun (Pl. II, fig. 11), constituant ce qu'on peut appeler une tétra-



Fig. 132. — *Phyllium bioculatum*. — Tétraspermie; *in vivo*. Gr. : 2.000.

spermatide, qui, d'un côté, commence à pousser un gros flagelle. Dans ce cytoplasme, les colorations vitales montrent de nombreuses mitochondries dispersées prenant le Vert Janus (*c*) et deux ou quatre groupes de vacuoles, colorables au rouge neutre (*v*), fig. 131. C'est dans cette même masse cytoplasmique que se différencient les quatre pièces intermédiaires, disposées à peu près parallèlement et dans le même sens; l'étiement des têtes spermatiques s'y observe aussi; on voit alors, sur le frais, fig. 132, et sur les frottis, Pl. II, fig. 12, quatre têtes spermatiques normalement constituées mais baignant dans un cytoplasme commun et se continuant en arrière par des filaments également agglutinés en un fouet épais et très allongé. A l'observation vitale, ce fouet peut se montrer animé de deux sortes de mouvements : on y observe parfois en effet des contractions brusques, isolées, rappelant tout à fait des contractions de Nématodes; d'autres fois, au contraire, on y suit des ondulations très lentes, naissant au niveau de la pièce intermédiaire et se propageant en direction distale en s'amortissant, sans parvenir à dépasser le milieu de la longueur du fouet; par suite, l'extrémité de la

quene est immobile ; la tête oscille au contraire, subissant le contre-coup de l'ondulation. Dans le cas décrit et figuré par Gilson

(1885, fig. 167) les quatre flagelles apparaissent différemment, ils sont enroulés, séparément, dans le cytoplasme périnucléaire où ils se constituent.



Fig. 133. — *Phyllium bioculatum*. — Dissociation du cytoplasme des tétraspermies ; *in vivo*. Gr. : 2.000.

A un stade plus avancé, tout le cytoplasme s'écoule vers l'arrière comme dans le cas habituel, puis il se dissocie, mettant en liberté les spermatozoïdes isolés, fig. 133. Il n'y a donc pas de spermatozoïdes mûrs quadruples.

Outre ce cas très fréquent de tétraspermies, on rencontre aussi parfois des groupements plus importants : par exemple de quatre spermatocytes et de huit spermatides. Il est même possible de trouver des groupes de douze spermatides, dont six avec hétérochromosome ; la photographie de la Pl. II, fig. 13, en donne un bel exemple. Toutefois, l'étirement de la tête n'a pas été observé dans des groupes de plus de quatre spermatides.

CHAPITRE II

COMPARAISON DES ESPÈCES ; DISCUSSIONS

Ce chapitre comprendra successivement deux sortes de comparaisons ; d'abord celle des différentes espèces entre elles, avec les idées qu'elle suggère ; puis la comparaison des résultats obtenus par les différentes techniques permettra de tenter une interprétation de la spermiogenèse des Phasmes, interprétation qui sera ensuite confrontée avec les théories générales récentes. Enfin une dernière question sera traitée : celle de la dimégalie des spermatozoïdes.

I. — COMPARAISON DES ESPÈCES

L'allure générale de la spermiogenèse est donc la même dans toutes les espèces étudiées ; sauf dans le *Phyllium* où la tête reste ovale, le spermatozoïde a toujours la même forme : tête « en aiguille », flagelle avec membrane ondulante. Les principales variations relevées portent principalement sur les proportions relatives des constituants de la spermie et sur la forme de l'acroblaste.

1. — Variations de taille des constituants cytologiques de la spermie.

La taille des trois constituants principaux de la portion antérieure des spermies (acrosome, noyau, pièce intermédiaire) varie beaucoup selon les espèces. Elle a été mesurée au moment où, le cytoplasme s'étant écoulé vers l'arrière, ces trois éléments vont cesser de se distinguer l'un de l'autre. Le tableau suivant donne le résultat de ces mesures :

Espèces	Acrosome	Noyau	Pièce interm.	Longueur totale
<i>Parasosibia parva</i>	0,8	9,5	0,9	11,2
<i>Phobæticus sinetyi</i>	0,5	3	8,1	11,6
<i>Menezenus semiarmatus</i>	0,6	9,3	1,1	11,2
<i>Carausius juvenilis</i>	0,005	7,7	1,2	9
<i>Phyllium bioculatum</i>	minime	6,7	3,7	10,4
<i>Greenia rotundato-lobatus</i>	0,9	6,8	1,5	9,2
<i>Sipylodea panætius</i>	0,4	7,3	1,5	9,2

Ce tableau met d'abord nettement en évidence l'exception remarquable du *Phobæticus sinetyi*. Chez lui seul en effet, le noyau est plus court que la pièce intermédiaire qui atteint presque le triple de sa longueur. Partout ailleurs, il est beaucoup plus long qu'elle. L'espèce qui le suit à ce point de vue est le *Phyllium bioculatum* ; or la taille de la pièce intermédiaire n'y atteint pas la moitié de celle du *Phobæticus*. Dans les autres espèces, le noyau est de cinq à près de dix fois plus grand qu'elle. On est étonné, au premier abord, de constater une taille exceptionnellement réduite du noyau dans l'une des espèces qui ont le plus grand nombre de chromosomes : ce qui a été dit dans la première partie, de la constance approximative de la quantité totale de chromatine dans toutes les espèces étudiées, diminue cet étonnement ; mais il faut ajouter surtout que chez le *Phobæticus* et le *Phyllium*, le noyau reste plus large que dans les autres espèces. Il semble donc y avoir là une diminution, non pas tant du volume nucléaire que de son élongation. Tout se passe comme si le grand développement de la pièce intermédiaire s'opposait à la rapidité de l'étirement du noyau, ce que confirme le fait que leurs longueurs respectives dans les autres espèces sont inversement proportionnelles. Ce serait donc la masse du chondriome qui interviendrait ici en première ligne. Il faut remarquer, par ailleurs, que cette longueur de la pièce intermédiaire se rencontre dans les deux espèces où le centrosome, à la seconde division de maturation, a la forme d'un trait d'union alors qu'il est granuleux ailleurs.

Un autre rapprochement est aussi frappant : ces deux espèces, *Phobæticus* et *Phyllium*, sont également celles où l'hétérochromosome est nettement plus long que dans les autres ; et même parmi ces dernières, au moins dans celles où l'hétérochromosome peut être reconnu avec certitude, on peut observer que la taille de celui-

ci varie dans le même sens que celle de la pièce intermédiaire, comme le montrent les chiffres suivants ⁽¹⁾ :

Espèces	Taille maxima de l'hétérochromosome	Longueur de la pièce intermédiaire
<i>Phobeticus sinelyi</i>	39	8,1
<i>Phyllium bioculatum</i>	32	3,7
<i>Carausius juvenilis</i>	25	1,2
<i>Parasibitia parva</i>	18,5	0,9

Quelle sorte de relation réelle faut-il conclure de ces variations parallèles ? L'hétérochromosome, très fuchsinophile, et placé à la surface du noyau pendant la période d'accroissement, surtout à la fin, au moment où le chondriome s'accroît, interviendrait-il dans cette néoformation ? Et, dans ce cas, saisirait-on là un lien entre le déterminisme nucléaire et le déterminisme cytoplasmique de la sexualité, en même temps que se trouveraient conciliées les opinions divergentes sur le rôle trophique ou sexuel à attribuer à l'hétérochromosome ? Les faits observés sont évidemment trop peu nombreux pour prétendre répondre à un problème aussi vaste ; tels qu'ils sont, ils suggèrent pourtant cette idée.

2. — Variations dans la forme et le comportement de l'acroblaste.

Dans toutes les espèces étudiées, on observe que l'acroosome naît dans une région limitée par une bordure chromatique, située au début près du noyau qu'elle contourne ensuite pour rejoindre le pôle apical, et correspondant donc à l'acroblaste des traités classiques. Il faut noter d'abord que cet acroblaste provient ici d'un idiozome qui ne renferme jamais le centriole, mais se place à côté de lui.

(¹) Les figures de JORDAN (1908_b) ne semblent pas confirmer cette relation ; la pièce intermédiaire de l'*Aplopus* y paraît semblable à celle du *Phobeticus*, alors que l'hétérochromosome est beaucoup plus réduit ; mais les descriptions données auraient besoin d'être complétées pour acquérir une valeur suffisante à ce point de vue.

La paroi de cet élément varie beaucoup de taille et de forme selon les espèces ; souvent, c'est un véritable anneau, une vésicule acroblastique ; c'est le cas en particulier du *Carausius juvenilis* et du *Greenia*, fig. 126. Ailleurs, chez le *Phobeticus* par exemple, c'est une bande arquée dont une extrémité au moins repose sur le noyau, fig. 113. Cette disposition s'accroît encore chez le *Sipyloidea panartius*, où le ruban chromatique s'allonge extrêmement autour du noyau dont il n'est séparé qu'en son milieu, fig. 127. Toujours l'acroblaste comporte donc une portion chromophile partiellement attenante au noyau et limitant une zone achromatique que le rouge neutre colore et où se constitue l'acrosome. Le mode de formation de celui-ci ne semble donc pas essentiellement différent dans les diverses espèces. Ce qui change, c'est seulement la disposition de la région où il se différencie, de l'acroblaste.

II. — COMPARAISON DES TECHNIQUES ; INTERPRÉTATION DE LA SPERMIOGÈNESE

C'est seulement en rapprochant entre eux les résultats des diverses techniques employées, qu'on peut espérer se faire une idée plus précise des transformations cytoplasmiques qui marquent la spermiogénèse ; les deux principales sont la formation de la pièce intermédiaire et celle de l'acrosome.

1. — Formation de la pièce intermédiaire.

Pour la première, les méthodes mitochondriales montrent que, chez les Phasmes comme partout ailleurs, la pièce intermédiaire est formée essentiellement par des éléments du chondriome qui se tassent autour du centrosome, donnant un cylindre allongé (*Phobeticus*) ou un court tronc de cône. Les colorations à la fuchsine et le Vert Janus mettent tous deux en évidence cette origine et cette nature mitochondriale, ce qui concorde d'ailleurs avec tous les travaux sur la spermiogénèse. Deux faits sont pourtant à noter : tout d'abord, il n'y a pas ici, dans la jeune spermatide, d'amas mitochondrial juxtanucléaire constituant un « corps mitochondrial » déjà condensé et destiné à former par étirement la masse de la pièce intermédiaire. De tels corps ont été décrits chez de nombreux Insectes, en particulier chez les Rhynchotes, mais

aussi chez les *Acrididæ* et *Gryllidæ*. Ici, on voit à ce stade les chondriocentes rapprochés mais bien distincts, se disposant à peu près parallèlement autour du centrosome, Pl. III, fig. 16.

De plus, on n'observe pas non plus, chez les Phasmes, de stade où la portion du chondriome qui constitue la pièce intermédiaire, dessine une ou deux spires enroulées autour de l'axe centrosomique, comme cela arrive fréquemment chez les Insectes. Par différenciation très poussée, la structure interne de la pièce intermédiaire apparaît non pas spiralee, mais irrégulièrement granuleuse.

2. — Formation de l'acrosome.

Le mode de formation de l'acrosome est beaucoup plus discuté et d'ailleurs d'une interprétation beaucoup plus difficile. Dans les espèces étudiées, il se constitue, comme on l'a vu, dans un acroblaste d'aspect variable, lequel provient lui-même d'une portion de l'idiozome présent dans la jeune spermatide, près de la base du filament centrosomique. Pour interpréter la genèse de l'acrosome, c'est donc sur cet idiozome qu'il faudra d'abord étudier le résultat comparé des diverses techniques.

On a vu que les colorants mitochondriaux étaient fixés énergiquement par la périphérie de ce corps; celle-ci apparaît alors constituée d'éléments rapprochés qui ont été appelés lépidosomes; les imprégnations osmiques fortes teignent aussi cette écorce; les imprégnations faibles montrent par contre, à ce niveau, un ou quelques grains noirs tout à fait superposables aux quelques vacuoles qui prennent vitalement le rouge neutre. Comme il n'y a pas d'autre élément vacuolaire à ce moment, on peut considérer le corps juxtanucléaire comme renfermant l'ensemble du vacuome, entouré et peut-être pénétré par un certain nombre de lépidosomes, avec des lipoides diffus.

Quand l'acroblaste commence son mouvement de rotation, on le retrouve formé d'un ruban fuchsinophile séparé du noyau au moins par un petit élément vacuolaire condensé prenant encore le rouge neutre (grain acrosomique); il y a de plus, près du centrosome, des lépidosomes et des vacuoles qui, restés sur place, ne sont plus en relation avec l'acroblaste; de ces portions résiduelles, les vacuoles disparaîtront bientôt après être descendues plus ou

moins vers le flagelle, tandis que les lépidosomes, engagés dans une zone lipoïde diffuse, contribueront à la formation des blocs fuchsinophiles irréguliers qui s'écoulent vers l'arrière avec le cytoplasme.

Enfin, à mesure que l'acroblaste se rapproche du pôle apical, il se condense; l'acrosome grossit et subit probablement des transformations chimiques manifestées par la perte de colorabilité au rouge neutre et l'apparition d'affinités pour la fuchsine.

Quant aux imprégnations, elles ne donnent pas de coloration vraiment élective. Très poussées, elles décèlent les mitochondries et lépidosomes plus ou moins altérés par une fixation non appropriée; faibles au contraire, et surtout avec une technique qui sauvegarde le chondriome, elles ne teintent plus que le vacuome; naturellement les intermédiaires entre les deux extrêmes se rencontrent.

3. — Résumé de l'interprétation de la spermiogenèse.

En somme, l'explication la plus simple du processus de la spermiogenèse qui rende compte de tous les faits observés, semble donc la suivante, en partant de la spermatide.

Celle-ci comporte trois sortes d'éléments cytoplasmiques principaux : chondriocoques, lépidosomes, vacuome.

Les chondriocoques vont, en grande partie, former la masse de la pièce intermédiaire; le reste passe dans ce qu'on peut appeler les corps résiduels; ceux-ci, pendant tout l'étirement de la spermie, donneront la gaine fuchsinophile de la tête et du flagelle.

Des lépidosomes, les uns sont mêlés au chondriome, d'autres sont groupés autour du vacuome; une certaine portion de ces derniers va former l'écorce de l'acroblaste pendant la rotation autour du noyau; le reste contribuera à la constitution des corps résiduels. Il est possible qu'après la mise en place de l'acrosome, une partie de l'écorce acroblastique rejoigne ces corps.

Le vacuome enfin est tout entier englobé par les lépidosomes; puis il se subdivise; une partie forme le centre achromatique de l'acroblaste, le reste se maintient sur place avant de disparaître au cours de l'étirement du cytoplasme.

Ces transformations peuvent être schématisées comme suit :

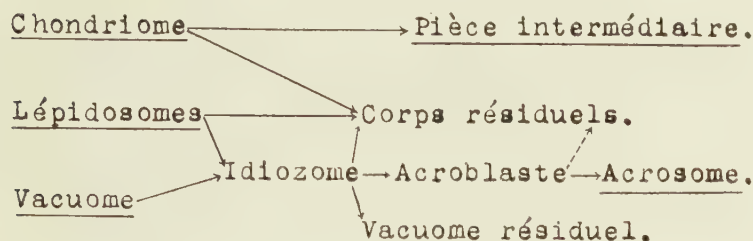


Fig. 134. — Schéma montrant l'évolution des constituants cytoplasmiques dans la spermiogenèse des Phasmes.

Cette interprétation doit être confrontée avec les hypothèses actuelles sur la spermiogenèse, d'autant plus que, comme elle vient d'être exposée, commençant à la spermatide, elle laisse de côté l'un des points les plus controversés, à savoir l'origine des lépidosomes.

III. -- CONFRONTATION AVEC LES THÉORIES ACTUELLES SUR LA SPERMIOGENÈSE

Depuis quelques années surtout, de vives discussions se sont en effet élevées à propos du nombre, du rôle et de la persistance des principaux constituants cytoplasmiques en général; ceux des gamètes mâles en particulier ont été étudiés par les diverses écoles, dont les travaux, conduits selon des méthodes très variées, ont abouti à des conclusions opposées. Parmi les Insectes, ce sont les Rhynchos et les Lépidoptères qui se prêtent le mieux à de telles recherches. Il ne peut être question ici, sur un matériel beaucoup moins propice, d'apporter des solutions décisives en faveur de l'une ou de l'autre des théories en présence, mais seulement de confronter avec celles-ci les faits décrits dans les pages précédentes.

1. — Théories actuelles sur la spermiogenèse.

Dans son travail d'ensemble sur les constituants cytoplasmiques, PARAT (1928) a donné une bibliographie très complète de la question jusqu'à cette date, et nettement mis au point les divergences.

Son travail a été suivi d'un grand nombre de recherches, mais on peut dire que, dans l'ensemble, les positions des écoles sont restées les mêmes.

Tout le monde, ou à peu près, est d'accord aujourd'hui pour voir dans l'acroosome un grain de sécrétion porteur de ferments (BOWEN, 1924; PARAT, 1928, 1933; WINTREBERT, 1933; GRASSÉ et TUZET, 1933); mais, dès lors, la question de sa formation se trouve liée au problème beaucoup plus vaste de la cytophysiologie de la sécrétion, et en particulier de la valeur à attribuer à l'appareil de Golgi.

A. — *Théorie de la sécrétion de l'acroosome par l'appareil de Golgi.*

Une première série de travaux attribue en effet la sécrétion de l'acroosome à des éléments spéciaux, les dictyosomes, assimilables à l'appareil de Golgi des cellules somatiques. C'est l'opinion émise par BOWEN (1920; 1922; 1924), GATENBY (1917...) et soutenue surtout par MONNÉ, HIRSCHLER et toute l'école de Lwow; la spermiogenèse des Insectes a été abordée par cette dernière dans plusieurs ordres: les Lépidoptères par HIRSCHLER (1932) (*Macrothylacia ruba* et *Dendrolimus pini*), les Trichoptères par HIRSCHLEROWA (1930; 1932) (*Phryganea grandis*), les Hyménoptères par ORSKA (1931_a et _b) (*Apis mellifica*), les Coléoptères par CHUDOKA (1930) (*Dytiscus marginalis*), (1933) (*Tenebrio molitor*), PILAWSKI (1930) (*Phyllobius glaucus*), (1933_a et _b) (*Cicindela hybrida*), et ORSKA (1933) (*Cetonia hirtella*), les Rhynchotes par HIRSCHLER (1929) (*Palomena viridissima*), BORTELONNA et SAWCZYNSKA (1932) (*Pyrhocoris apterus*) et KIRCHNER (1933) (*Aphrophora salicis*), les Panorpates par POLUSZYNSKI (1929) (*Panorpa communis*), les Orthoptères enfin par HIRSCHLER et HIRSCHLEROWA (1930) (*Gryllus campestris*).

Pour ces auteurs, les gamètes mâles comportent trois principaux éléments cytoplasmiques: l'appareil de Golgi, souvent visible sur le frais et osmiophile, le *vacuome* prenant le rouge neutre, et le *chondriome*: ces trois éléments sont constants depuis la spermatogonie jusqu'à la spermie, absolument irréductibles, et ils occupent souvent une « topographie décidément différente » (HIRSCHLER et MONNÉ, 1933), en particulier chez *Macrothylacia*, *Gryllus* et *Ecanthus*. Pendant la période d'accroissement, les éléments de Golgi se rassemblent et, dans chaque spermatide jeune, ils forment un

groupe, un « corps idiosomique capsulaire dans lequel se forme l'acrosome » (HIRSCHLER et HIRSCHLEROWA, 1930). Ni le chondriome ni le vacuome ne prennent donc part à cette sécrétion de l'acrosome.

Cette opinion est aussi, avec quelques modifications, celle de GIRASSÉ et TUZET qui, travaillant sur les Mollusques et autres Invertébrés marins, trouvent quatre catégories de constituants cytoplasmiques dans les spermies : *dictyosomes* (assimilés à l'appareil de Golgi), *chondriome*, *vacuome* et *tégosomes* (écailles fuchsinophiles entourant le noyau de la spermie dont ils forment ensuite par leur soudure, le revêtement lipéidique). Pour eux encore, l'acrosome est sécrété uniquement par les dictyosomes.

B. — *Théories admettant une action du vacuome dans la sécrétion de l'acrosome.*

VOINOV (1927 et 1929) travaillant sur *Notonecta glauca* attribue également la sécrétion de l'acrosome aux dictyosomes, mais « avec la participation du vacuome » autour duquel ils sont rangés ; si « le système golgien est l'élément sécréteur par excellence » (1927, p. 18), il déverse dans les vacuoles les produits de sécrétion.

Pour PARAT, au contraire, qui étend au règne animal les idées émises par GUILLIERMOND sur les végétaux, les sécrétions sont en général produites par un couple d'éléments : mitochondries plus ou moins modifiées (mitochondries actives) et vacuoles. L'appareil de Golgi n'est pas une formation spéciale, c'est une figure variable selon le matériel et due à l'imprégnation de portions plus ou moins importantes du chondriome, du vacuome ou même de lipéides diffus, principalement dans la zone où ces éléments sont entremêlés ; à cette zone active dans la sécrétion, on peut conserver le nom de « zone de Golgi ». Trouvé d'abord dans les glandes salivaires des larves de Chironome (PARAT et PAINLEVÉ, 1924), vérifié en particulier dans les cellules rénales par FEYEL (1928), ce mode de sécrétion est appliqué aussi à la formation de l'acrosome par PARAT et GAMBIER (1926), PARAT (1928), GAMBIER (1926_a et _b) et, en ce qui concerne les Insectes, chez la Notonecte par PARAT et WOU-TSENG-CHENG (1932).

Pour eux, l'idiozomè est bien formé en partie par les dictyoso-

mes, mais ceux-ci ne sont nullement assimilables à un appareil de Golgi; ce sont des éléments du chondriome qui se sont modifiés, épaissis, des éléments « pachynétiques », des lépidosomes. Ceux-ci sont entremêlés plus ou moins tôt aux vacuoles de la spermatide; c'est dans ces vacuoles que se condense l'acrosome; « le couple ainsi constitué », vacuoles + lépidosomes « rappelle le couple chondriome actif + vacuome de la cellule somatique sécrétrice » (PARAT, 1933). Dans les cas qui s'y prêtent, chez la *Notonecta* en particulier, on peut même suivre la genèse des lépidosomes à partir des chondriocentes au cours de la période d'accroissement. Il n'y a donc que deux constituants cytoplasmiques réellement distincts : le *chondriome* et le *vacuome*.

C'est à peu près à la même opinion que se rattache HOSSELET (1931) dans son étude sur la spermatogenèse du *Culex annulatus* et du *Culex pipiens*, puisqu'il fait des lépidosomes une « phase golgisque du chondriome » et qu'il les décrit accolés aux vacuoles.

Enfin c'est ici aussi qu'il faut placer JOHNSON (1931), bien qu'il forme entre les deux écoles opposées « a third and smaller group » (*l. c.*, p. 147). Après ses recherches sur les gamètes mâles des *Gryllidae* et surtout d'*Ecanthus*, il ne veut assimiler les dictyosomes ou lépidosomes, ni à l'appareil de Golgi, ni à des chondriosomes; faisant remarquer que Golgi n'a jamais décrit ces éléments dans les cellules germinales, il leur conserve le nom de dictyosomes. Quant à l'acrosome, il est formé par « the true vacuome of PARAT », mais « in connection » avec l'acroblaste formé par les dictyosomes (*l. c.*, p. 156).

En résumé, deux points principaux sont en discussion : 1° l'acrosome est-il sécrété par une seule catégorie d'éléments isolés (dictyosomes), ou au niveau d'un couple d'éléments (dictyosomes + vacuoles)? et 2° les dictyosomes sont-ils des éléments spéciaux, ou bien sont-ils assimilables, soit à l'appareil de Golgi, soit à des mitochondries modifiées (lépidosomes)?

2. — La spermiogenèse des Phasmes et ces théories.

A la première de ces questions, les faits décrits chez les Phasmes répondent; ils montrent que l'idiozome comporte deux éléments figurés : l'un, cortical, fuchsinophile, et partiellement osmiophile, l'autre, central, prenant le rouge neutre. L'acrosome se forme dans

cette zone occupée par ces deux sortes de constituants que l'on peut nommer dictyosomes (ou lépidosomes) et vacuoles, autant du moins que le rouge neutre peut être considéré comme caractérisant le vacuome. Il est en effet nécessaire d'apporter cette restriction, car certains auteurs comme GRASSÉ et TUZET (1933) estiment que « la coloration partielle ou totale au rouge neutre ne constitue pas un criterium sûr du vacuome ». Par contre GUILLIERMOND (1933), résumant de longues recherches, considère la coloration au rouge neutre, comme « strictement limitée aux vacuoles », à l'exception de « certaines graisses d'ailleurs rares renfermant des acides gras à l'état de liberté » (*l. c.*, p. 290). Ce n'est pas le lieu d'aborder cette question fondamentale de technique, mais si, suivant cette dernière opinion (qui est d'ailleurs l'opinion générale), le rouge neutre, employé vitalement, peut, sauf de rares exceptions, être pratiquement considéré comme un colorant électif du vacuome, c'est dans celui-ci qu'est sécrété l'acrosome chez les Phasmes. Sinon, on en est réduit à chercher avec HIRSCHLER et MONNÉ (1933) un criterium du vacuome plus sûr que ceux de la préformation et de la coloration au rouge neutre, et à se baser pour cela uniquement sur la genèse de ces éléments, ce qui ramène en somme à la seconde question discutée.

Les dictyosomes sont-ils des éléments originellement indépendants ou des chondriosomes modifiés ? L'étude des Phasmes n'apporte pas de réponse sûre à cette question. En effet, les lépidosomes apparaissent bien, mêlés au chondriome et avec la même colorabilité que lui, pendant la période d'accroissement ; mais l'état resserré du chondriome dans l'étroite zone cytoplasmique des spermatogonies, ne permet pas d'affirmer que leur mise en évidence ultérieure soit due à une néoformation plutôt qu'à un simple espacement de corps préexistants. En dehors de là, la comparaison des imprégnations avec les colorations mitochondriales ne favorise nullement l'idée d'une distinction entre dictyosomes et chondriome ; ils ne sont pas topographiquement et morphologiquement différents l'un de l'autre. Qu'il suffise donc de dire avec HOSSELET (1931) qu'« il est extrêmement difficile, dans le matériel considéré ici, d'établir un véritable caractère distinctif entre chondriome et Golgi » (*l. c.*, p. 210).

IV. — LA DIMÉGALIE DES SPERMATOZOÏDES

1. — Etat de la question.

Les Phasmes étudiés sont très favorables à l'étude d'un dernier problème relatif à la spermiogénèse : celui de la dimégalie des spermatozoïdes. Jusqu'à la période d'étirement, on distingue très bien les deux sortes de spermatides, pourvues ou non d'un hétérochromosome. Mais ensuite, la colorabilité du noyau devient homogène, et aucun caractère morphologique apparent ne permet plus de différencier les spermies à ce point de vue. *A priori*, on peut supposer que celles qui contiennent un hétérochromosome, doivent avoir un noyau plus volumineux et donc donner des spermatozoïdes à tête plus longue. Après observation, PARKES a en effet reconnu chez les Mammifères deux catégories de spermatozoïdes qui diffèrent par la longueur de la tête. Parmi les Insectes, c'est surtout chez les Rhynchotes que de telles recherches ont été tentées par FAUST (1913) (*Anasa tristis*), ZELENY et FAUST (1914_a et _b), ZELENY et SENAY (1915). Ces derniers, en particulier, sur sept espèces étudiées, en trouvent quatre où un dimorphisme peut être décelé, tandis que les trois autres (dont un Coléoptère) n'en manifestent pas.

Pour arriver à cette conclusion, ces auteurs ont commencé par mesurer un grand nombre de têtes de spermatozoïdes, puis établi pour chaque espèce la courbe des variations. Dans un certain nombre de cas, ils obtiennent ainsi un polygone de fréquence bimodal dont les deux maxima sont inégaux ; ils en concluent à une dimégalie correspondant à la présence ou à l'absence de l'hétérochromosome.

Cette conclusion n'est pourtant pas rigoureuse, car dans presque toutes les spermatogénèses étudiées, on signale des inégalités dans les dimensions des cellules et en particulier des spermatocytes de premier ordre, qui souvent renferment tous un hétérochromosome ; de plus, il en est de ces éléments comme de toutes les cellules, leur taille subit l'influence de la nutrition. C'est pour ces raisons que certains auteurs, comme GRASSI et TUZEL (1932), refusent d'attribuer à l'hétérochromosome les différences de taille des spermatozoïdes.

2. — La dimégalie existe-t-elle chez les Phasmes?

Chez les Orthoptères, DEPDOLLA (1927) constate que « sind solche Untersuchungen noch nicht angestellt worden » (*l. c.*, p. 903), bien que certaines espèces comme *Orphania* aient un volumineux hétérochromosome. Il faut cependant remarquer que ZELENY et FAUST (1915_b) ne constatent pas de dimorphisme chez *Gryllus*.

Les Phasmes, et en particulier les deux espèces où l'hétérochromosome est très développé, *Phobastiscus sinetyi* et *Phyllium bioculatum*, semblent donc propices à ce genre de recherches. Les mensurations faites sur le *Phobastiscus* n'ont pourtant donné aucun résultat positif ; d'ailleurs l'insuffisance de cette méthode leur enlevait beaucoup d'intérêt. Par contre, les tétraspermatides du *Phyllium* permettaient d'éliminer toute influence de la nutrition, puisqu'un même cytoplasme y entoure encore les quatre noyaux provenant certainement du même spermatocyte. La mensuration des quatre noyaux de même origine a donc été faite dans des tétraspermatides et des tétraspermies, sur des coupes et sur des frottis ; les premières ont l'inconvénient d'atteindre les noyaux à des niveaux différents, tandis que sur les seconds, on peut, d'une manière générale, admettre que l'étalement a agi également sur les quatre éléments voisins. Or, dans les spermatides, même au moment où les hétérochromosomes sont encore nettement visibles, on est loin de constater toujours des différences de taille au profit des noyaux qui les renferment. Une telle différence s'observe parfois ; mais, très généralement, le diamètre des quatre noyaux est sensiblement le même ; on peut le constater sur les figures 11 et 13 de la planche II ; dans certains cas même, les noyaux à hétérochromosome sont légèrement plus petits que les autres. Dans les spermies où les hétérochromosomes ne sont plus distincts, ni la longueur ni la largeur des quatre noyaux ne permettent de les opposer deux à deux, Pl. II, fig. 12. Sur le frais enfin, les tétraspermies, dessinées à la chambre claire, ne témoignent pas non plus d'une différence marquée et constante à ce point de vue, fig. 132 et 133.

Ces faits permettent donc d'affirmer que, dans le matériel étudié, la présence d'un hétérochromosome n'augmente pas d'une façon appréciable le volume nucléaire total. Cela ne doit d'ailleurs pas

surprendre ; on sait en effet que le volume des noyaux n'est pas proportionnel à la quantité de chromatine qu'ils contiennent ; et surtout, il faut bien reconnaître que, même dans les cas les plus favorables, comme celui du *Phobasticus*, les rapports des volumes de l'hétérochromosome et du noyau sont tels, que les différences de dimension des deux catégories de spermies ne seraient pas appréciables dans les conditions présentes d'observation et de mesure.

TROISIÈME PARTIE

COMPARAISON AVEC LA SPERMATOGENÈSE DES AUTRES ORTHOPTÈRES

Il a semblé intéressant, à la fin de ce travail, de comparer la spermatogenèse des Phasmes à celle des autres Insectes, et d'en tirer, si possible, des conclusions sur la position systématique de ce groupe. Cette comparaison a été facilitée par la synthèse faite en 1927 par DEPDOLLA.

Son premier résultat est qu'à ce point de vue, comme au point de vue morphologique, les Phasmes se rapprochent nettement des autres Orthoptères. Il suffira donc, avant de préciser leurs affinités avec les différentes familles de cet ordre, de résumer brièvement les caractères de la spermatogenèse dans les autres groupes d'Insectes.

I. — CARACTÈRES DE LA SPERMATOGENÈSE CHEZ LES INSECTES AUTRES QUE LES ORTHOPTÈRES

Chez les *Diptères*, l'appariement des éléments chromatiques dès les spermatogonies confère à la méiose un caractère très particulier, d'autant plus qu'il entraîne l'absence des stades leptotène et pachytène. De plus, il y a généralement, dans ce groupe, deux hétérochromosomes inégaux.

Les *Aphaniptères* seuls (KARNKOWSKA, 1932) ont le même type de méiose.

La disposition des plaques équatoriales des *Lépidoptères*, avec leurs nombreux chromosomes petits et globuleux, tous à peu près semblables, l'absence de centrotaxie, le grand corps mitochondrial de la spermatide, la présence de nombreux spermatozoïdes apyrènes, suffiraient amplement à écarter les Phasmes de cet ordre. Mais surtout, les *Lépidoptères* partagent avec les *Trichoptères* cette singularité que l'hétérogamétie y est femelle.

Les *Hyménoptères*, avec leur défaut de centrotaxie et de contraction, leurs spermatogonies haploïdes, leur première division de maturation n'aboutissant qu'à l'élimination d'un bouton cytoplasmique, se classent également bien à part.

La spermatogenèse des *Coléoptères*, beaucoup plus variée, présente pourtant aussi des caractéristiques : chromosomes tassés, peu différents les uns des autres, rendant confuses les plaques équatoriales ; spermatogonies primaires formant un syncytium ; concentration des éléments chromatiques en une « caryosphère » n'occupant qu'une région très limitée du noyau pendant la période d'accroissement ; enfin soudure fréquente des têtes de plusieurs spermatozoïdes.

Cette soudure qui produit des gamètes plurivalents à plusieurs flagelles, se rencontre aussi chez les *Odonates*.

Quant aux *Perlides*, ils ont des hétérochromosomes du type XY.

C'est des *Rhyncholes* qu'après les Orthoptères, les Phasmes se rapprochent le plus, au point de vue de la spermatogenèse. Chez les *Hétéroptères*, d'abord, comme chez les Phasmes, le repos post-syndétique est très développé ; cette ressemblance a déjà été signalée à propos de la discussion sur la valeur de ce stade. Mais à côté de ce caractère commun, des différences importantes s'observent : les hétérochromosomes sont du type XY dans la majorité des espèces et, même dans les cas où il y a un monosome, celui-ci se comporte différemment ; il se divise à la première mitose de maturation et c'est à la seconde seulement qu'il passe tout entier à un pôle du fuseau. De plus, en métaphase, il occupe généralement le centre de la plaque équatoriale au lieu d'être périphérique comme dans tous les Phasmes où il est reconnaissable. Chez les *Hétéroptères*, il n'y a pas non plus de polarisation ni de disposition en « boucles » des filaments chromatiques ; dans le cytoplasme des spermatides enfin, le corps mitochondrial est extrêmement développé et la pièce intermédiaire est par suite toute différente.

Les *Homoptères* sont beaucoup moins connus ; mais, mis à part les *Aphididae* chez qui les phénomènes réductionnels sont modifiés en fonction de la parthénogenèse cyclique, on trouve chez eux un stade bouquet et un hétérochromosome unique se divisant à la seconde mitose ; il n'y a plus, par contre, de repos postsyndétique ; l'hétéro est petit, généralement en retard et non pas en avance sur les autosomes, à l'anaphase de la première division.

II. — LA SPERMATOGENÈSE DES ORTHOPTÈRES

1. — Etat de la question.

On trouvera dans DEPDOLLA (1927) la longue liste des travaux concernant la spermatogenèse dans cet ordre, liste à laquelle ne manquent guère que quelques vieilles publications (telle celle de SABATIER 1890 sur les *Tettigoniidae*) et quelques notes à orientation plus biologique, comme celles de NABOURS (1919, 1925, 1929) et de ROBERTSON (1925), ou les observations faites par CHAMBERS (1925) à l'aide de son appareil à microdissection.

Depuis 1927, la bibliographie s'est encore considérablement accrue ; il n'y a plus eu d'ouvrage d'ensemble sur la question, mais les travaux s'attachent à élucider certains points précis ; on peut y relever trois orientations principales :

Tout d'abord, l'étude des constituants cytoplasmiques pendant la spermatogenèse, très étudiée dans les autres ordres d'*Insectes*, n'a pas été poussée chez les *Orthoptères*, où on ne relève guère que les notes d'HIRSCHLER et HIRSCHLEROWA (1930) sur le *Gryllus campestris* et le travail de JOHNSON (1931) sur les *Gryllidae* (*Ecanthus*).

Une seconde série de recherches s'attache à l'étude du noyau. Ainsi CAROTHERS (1926 et 1931) a continué ses travaux sur la ségrégation des chromosomes homologues chez les *Acrididae*. MAC-CLUNG (1928) a suivi l'évolution complète de certains chromosomes au cours de la méiose des *Mecostethus*, et ajouté encore à la longue série de ses publications sur l'appariement des filaments chromatiques (1927). C'est ce même problème que ROBERTSON (1931_a) étudie chez les *Tettigidae*, où il montre aussi les rapports de la gonométrie avec la parthénogenèse (1930) et l'indication d'une troisième division des chromosomes dans la jeune spermatide (1931_b). BAUMGART-

NER (1929) étudie la spermatogenèse d'un *Gryllidae*, *Nemobius fasciatus*. DARLINGTON (1932) précise l'origine des *gemini* chez le *Chorthippus elegans*; de WINIWARTER (1927) reprend l'évolution des chromosomes de *Gryllotalpa*; MORGAN (1928), celle des Forficulles; KING (1931) essaye d'expliquer les formules de trois espèces de *Mantidae*. D'autres encore sont étudiées par TATEISHI (1931) et MAKINO (1931).

Au Japon, la famille des *Gryllidae* a été l'objet de nombreux travaux : après HONDA (1926), OHMACHI (1927; 1929; 1932) amorce une étude comparée des garnitures chromosomiques dans ce groupe. HONDA et IRIKI (1932) découvrent, comme on l'a vu à propos des chromosomes en V, deux races géographiques de *Gryllus mitratus* qui diffèrent à ce point de vue. SUZUKI (1932 et 1933) étudie les conséquences immédiates et héréditaires de l'action des rayons X sur les chromosomes.

Quant à l'hétérochromosome, il a été étudié chez *Tettigonia albifrons* par de WINIWARTER (1931), chez *Calliptamus italicus* par VARDÉ (1929), chez un *Phaneroptera* par MORITA (1929) et chez *Ecanthus longicauda* par MAKINO (1932) qui y trouve la présence, tout à fait exceptionnelle chez les Orthoptères, d'une paire d'hétérochromosomes XY.

Enfin, une dernière série de travaux aborde le problème de la spermatogenèse par des techniques nouvelles. Les uns examinent directement tout ce qui est visible sur le frais, en s'ingéniant à maintenir aussi « vitales » que possible les conditions d'observation. C'est le cas en particulier de BÉLAR (1929) qui dilacère le testicule de *Chorthippus lineatus* pour l'observer en goutte pendante. BAUMGARTNER et PAYNE (1931) parviennent à examiner les testicules maintenus en relations vasculaires et trachéennes avec le corps dont ils sont simplement écartés. Enfin, LUCAS et STARK (1931) emploient pour l'observation microscopique la lumière ultraviolette.

2. — Classification utilisée.

Les nombreuses transformations successives qu'a subies la classification des Orthoptères, rendent nécessaire de préciser celle qui a été choisie ici, en s'inspirant surtout de CHOPARD (1922), pour y ranger les espèces dont la spermatogenèse a été étudiée.

DERMAPTÈRES . . .	<i>Forficulidæ.</i>
ORTHOPTÈRES :	
Dictyoptères . . .	<i>Blattidæ</i>
	<i>Mantidæ.</i>
Locustodés . . .	<i>Acrididæ</i>
	<i>Tettigidæ.</i>
Eusifères . . .	<i>Tettigoniidæ</i>
	<i>Gryllidæ.</i>
Phasmodés . . .	<i>Phasmidæ.</i>

3. — La spermatogenèse des Phasmes comparée à celle des autres Orthoptères.

A. — *Les Dermaptères.*

Les principaux travaux portant sur ce groupe sont ceux de ZWEIFER (1906) et de PAYNE (1914) pour *Forficula* et de KORNHAUSER (1922) pour *Anisolabis maritima*; ils montrent qu'au point de vue cytologique comme au point de vue morphologique, les Dermaptères sont bien distincts des Orthoptères. En effet, ils ont une paire d'hétérochromosomes inégaux. De plus, des irrégularités dans le nombre des autosomes ont été remarquées depuis longtemps dans les spermatocytes; elles sont dues à ce que, sur les 24 éléments de la formule diploïde, deux homologues peuvent rester séparés, donnant donc des spermatocytes à 13 chromosomes; au cours de la mitose, ces deux éléments peuvent parfois rejoindre le même pôle fusorial, d'où spermatides à 11, 12 et 13 chromosomes. Ces particularités, et surtout le type d'hétérochromosome, suffisent à écarter les Dermaptères des Phasmes étudiés.

B. — *Les Blattidæ.*

La spermatogenèse y est en somme assez peu connue; les travaux qui la concernent sont anciens et partiels: MOORE et ROBINSON (1905), sur *Periplaneta americana*, se sont occupés surtout de l'évolution du nucléole et de l'hétérochromosome; ce dernier paraît se comporter comme chez les Orthoptères vrais et donc comme

chez les Phasmes. Mais il y a, selon MORSE (1909), un plasmosome volumineux relié à l'hétéro pendant la période d'accroissement, ce qui ne se retrouve pas chez ces derniers. WASSILIEFF (1907) étudie plus en détail la spermatogenèse de *Blatta germanica*; il note en particulier que les spermatocytes de cette espèce possèdent des centrosomes en forme de crochet, donc comparables à ceux du *Phobeticus* et du *Phyllium*, bien que dirigés autrement d'après les figures de l'auteur; celui-ci décrit aussi dans la spermiogenèse, la subdivision d'un volumineux Nebenkern mitochondrial en deux portions qui s'allongent vers l'arrière, de part et d'autre du filament axial du flagelle.

C. — *Les Mantidæ*.

Ils restent presque inexplorés à ce point de vue. OGUMA (1921) et KING (1931) ont signalé toutefois la présence d'hétérochromosomes complexes dans trois espèces voisines : *Paratenodera aridifolia*, *Tenodera superstitiosa* et *T. sinensis*. Leur comportement est tout à fait spécial, puisqu'à un nombre diploïde de 58 chez la femelle et de 27 chez le mâle, correspondent des formules haploïdes que les auteurs interprètent comme $12 + X^1X^2Y$ pour le mâle et $12 + 2X^12X^2$ pour la femelle. Rien de tel n'a été observé chez les Phasmes.

D. — *Les Acrididæ et Tettigidæ*.

Ces familles ont été l'objet de choix des études sur la spermatogenèse, à cause de la beauté de leurs éléments que l'on peut parfois (chez *Chorthippus* en particulier) suivre directement par l'observation vitale. Dans la foule des travaux publiés sur ce sujet, on peut signaler comme portant sur l'ensemble de la spermatogenèse, avec ceux de MAC-CLUNG (1914), ceux de DAVIS (1908) (six espèces), WENRICH (1916) sur *Phrynotettix magnus*, GRANATA (1910) sur *Pamphagus marmoratus*, GÉRARD (1909) sur *Stenobothrus biguttulus*, MONTGOMERY (1905) sur *Syrbula*, BRUNELLI (1910 et 1911) sur *Truxalis*. Les *Tettigidæ* ont été surtout étudiés par ROBERTSON (1916 et 1917) qui se fonde sur leur formule chromosomique, pour faire de cette ancienne tribu des *Acrididæ*, une famille spéciale.

En effet, à part quelques exceptions que la soudure de deux éléments simples en un U peut peut-être expliquer, la formule diploïde est très généralement de 23 chez les mâles d'*Acrididae*, de 13 chez ceux des *Tettigidae*. L'hétérochromosome y est toujours droit, relativement court et à surface hérissée. Une telle homogénéité est significative et oppose nettement ces familles aux Phasmes.

Dans l'ensemble, la spermatogenèse ne diffère de celle des *Tettigoniidae* que par quelques points de détail d'ailleurs discutés, telle la structure spiralée des chromosomes, décrite entre autres par WENRICH dans les prophases spermatogoniales, non retrouvée par MOHR (1919) chez *Phasgonura*. On se rappelle aussi que, selon ROBERTSON (1931), une indication de repos postsyndétique s'y rencontre.

Mais la spermatogenèse aboutit toujours ici à des spermies dont le noyau est cylindrique, étroit et l'acrosome, court, en cône pointu vers l'avant. La tête du spermatozoïde a par suite la forme d'aiguille. La pièce intermédiaire est toujours plus réduite que chez les Phasmes. De ces caractères, l'un des plus particuliers est la réduction de l'acrosome, peut-être même son absence dans certaines espèces. DAVIS (1908) remarquait déjà que « there is nothing in the spermatids of the *Acrididae* corresponding » au corps qui donne l'acrosome chez *Steiroxys* (*l. c.*, p. 144). GÉRARD (1909) dit, à la fin de ses recherches sur *Stenobothrus biguttulus* : « Jusqu'à présent, nous n'avons pas parlé du perforatorium, jamais nous n'en avons constaté la présence. Tout ce que nous avons vu, c'est, à certains stades, un léger épaississement de la membrane nucléaire parcourant toute la tête du spermatozoïde suivant sa plus grande circonférence et ayant son maximum à la pointe » (*l. c.*, p. 605). MACHIDA (1917) enfin ne voit aucun acrosome chez *Atractomorpha bedeli* et conclut : « the sharp point at the anterior end of the spermatozoon seems to be formed by the elongation of the nucleus itself » (*l. c.*, p. 232).

Toutefois DEPDOLLA (1927) représente une spermatide d'*Ædipoda*, munie d'un tout petit acrosome en forme de bouton, semblable à celui que BOWEN décrit chez *Rhomaleum micropterum*.

Par contre un *Nebenkern* mitochondrial bien développé est présent dans la spermatide ; il devient fusiforme et s'étend vers l'arrière, entourant l'axe du flagelle, tandis que le centrosome forme

une courte pièce intermédiaire. Ces deux caractères, comportement du chondriome et taille extrêmement réduite de l'acrosome, éloignent les Phasmes de ce groupe.

E. — *Les Tettigoniidæ.*

Dans cette famille, DEPDOLLA (1927) relève 19 espèces dont la spermatogenèse a été étudiée ; mais beaucoup ne l'ont été que partiellement. Les principaux travaux portant sur l'ensemble de la spermatogenèse sont ceux de DAVIS (1908) pour *Steiroxys trilineata* et surtout de MOHR (1919) pour *Locusta* = *Phasgonura viridissima*. Ce dernier auteur, contrairement à OTTE (1906) trouve dans les spermatogonies, une garniture diploïde de 29 chromosomes dont un gros hétéro, courbé en U ainsi que la plus grande paire d'autosomes : huit ont la forme de bâtonnets allongés, quatre, de bâtonnets plus courts ; les quatorze autres, globuleux, occupent le centre de la plaque. Dans les autres espèces, le nombre habituel est de 33 ; deux atteignent pourtant un chiffre plus élevé : 47 dans *Stenopelmatus* d'après BUCHNER (1910) et 57 dans *Diestrammena marmorata* d'après SCHELLENBERG (1913).

On a signalé, à propos de *Phyllium bioculatum*, que le passage au repos de cette espèce (ainsi que chez *Greenia rotundato-lobatus*) s'effectuait comme chez *Phasgonura viridissima* d'après MOHR, par *prochromosome* et *unravelling-stage*. On a indiqué aussi la courbure de l'hétérochromosome décrite par cet auteur au moment de la centrotaxie. Les stades pachytène et strepsitène se passent à peu près comme chez les Phasmes, la diacinese présente les mêmes formes de tétrades. Mais les auteurs ne parlent pas du tout d'un repos postsyndétique.

Chez les *Tettigoniidæ*, la vésiculation des chromosomes aux télophases est, en général, très accentuée et indépendante, comme on peut le voir sur les figures de MOHR, et comme on peut le constater sur des préparations de *Leptophyes* par exemple. L'hétérochromosome en particulier forme une vésicule nettement distincte. Ce caractère ne semble pourtant pas constant : SURTON (1900 et 1902) le signale chez *Brachystola magna*, SCHELLENBERG (1913) ne le retrouve pas dans *Diestrammena marmorata*.

Quant à la spermiogenèse, elle se distingue nettement de celle

des *Acrididae* et se rapproche de celle des Phasmes. En effet, ORTE (1906_b), DAVIS (1908) y décrivent un *Nebenkern* qui, « after a complicated metamorphosis... forms the acrosome » (DAVIS, p. 143); et ORTE distingue même deux constituants dans cet élément qu'il appelle « idiozom », à savoir : des vésicules idiozomiques closes qui formeront l'acrosome et un « Idiozomrest » d'origine mitochondriale qui est abandonné.

Le corps mitochondrial proprement dit est ici très petit ; il s'étire autour de la portion proximale du filament axial en une « sehr langes Mittelstück ».

Formation de la pièce intermédiaire et formation de l'acrosome sont donc très semblables chez les *Tettigoniidae* et chez les Phasmes.

Mais par ailleurs, chez beaucoup de *Tettigoniidae* (*Phasgonura*, *Steiroxys*, *Tettigonia*), la forme de la tête de la spermie est différente : aplatie, ovale, non étirée en aiguille, elle est prolongée en avant par l'acrosome ; celui-ci est plat, en forme d'accent circonflexe dont les pointes débordent largement de part et d'autre de la tête. Ce dernier caractère suffirait à lui seul à distinguer de cette famille, les Phasmes, y compris le *Phyllium* dont le noyau reste large. On sait, de plus, que les spermatozoïdes de *Phasgonura* se réunissent secondairement en spermodesmes pennés.

F. — *Les Gryllidae*.

Parmi les *Gryllidae*, il faut placer à part le genre *Gryllotalpa*. Deux espèces de ce genre, *G. borealis* et *G. vulgaris* ont été étudiées. Dans la première, PAYNE (1916) a montré l'existence d'un hétérochromosome impair accompagné d'une paire d'éléments inégaux. La seconde présente la même particularité, au moins dans certaines races géographiques, car des différences ont été observées selon l'origine du matériel étudié (PAYNE, 1916 et VOINOV, 1914 et 1925). Par contre, OHMACHI (1929_c) trouve dans *Gryllotalpa africana*, un hétérochromosome du type XO absolument normal.

Dans le genre (*Ecanthus*, s'observe aussi, d'après MAKINO (1932), une paire d'hétérochromosomes très inégaux.

Les autres espèces étudiées au point de vue de la spermatogenèse proprement dite appartiennent au genre *Gryllus* ; elles ont

été travaillées surtout par BAUMGARTNER (1904, 1911) et BRUNELLI (1909). A cause de la date de ces travaux, on ne peut guère tenir compte de l'interprétation télosyndétique de l'appariement des filaments chromatiques, ni des divergences d'opinion sur le synizesis que BRUNELLI observe après l'appariement chez le *Gryllus desertus*, tandis que BAUMGARTNER (1904) ne le retrouve pas dans les espèces voisines. Pendant la période d'accroissement, l'hétérochromosome se trouve relié à un plasmosome selon la figure 1218 de BERLESE (1909), faite d'après une préparation de BRUNELLI. Ce dernier auteur signale aussi, avant la première division de maturation, une concentration de la chromatine en une caryosphère qui, pour lui, n'est pas une « second contraction » comparable au synizesis : elle manifesterait une fusion de la trophochromatine et de la chromatine reproductrice avant leur séparation ; ce stade serait celui qui durerait pendant toute l'hibernation ; à en juger d'après les figures de l'auteur, il n'est pas impossible qu'il s'agisse en réalité d'un repos postsyndétique.

Un caractère spécial plus net est que les deux divisions de maturation sont séparées par une interphase incomplète, que BAUMGARTNER (1904) appelle un « semi-resting stage », et pendant laquelle l'hétérochromosome forme à côté du noyau un petit globule distinct, comme un noyau accessoire. BRUNELLI (1909) notait un même isolement de l'hétérochromosome dans les spermatogonies au repos.

D'après les quelques points connus de la spermiogénèse des *Gryllidae* (PAYNE, 1916 ; VOINOV, 1914, 1925 sur *Gryllotalpa* ; BAUMGARTNER, 1902 sur *Gryllus assimilis*), et malgré les divergences d'interprétation de ces auteurs, l'acrosome se forme, comme chez les Phasmes et les *Tettigoniidae*, à partir d'un élément juxta-nucléaire (de nature discutée), à paroi chromatique et à centre clair. Quant au chondriome, il constitue dans la spermatide un corps compact, décrit aussi par HEXNEGUY (1904) chez *Gryllus campestris* ; ce corps s'étire peu à peu tout le long du flagelle, sans former la pièce intermédiaire ; cette dernière serait constituée par un centrosome subdivisé, très petit. HIRSCHLER et HIRSCHLEROWA (1930), mise à part l'interprétation qu'ils donnent de l'appareil de Golgi, confirment l'existence de ce processus chez *Gryllus campestris*.

Mais il est particulièrement intéressant de comparer avec les observations des chapitres précédents, les travaux japonais sur les

formules chromosomiques des *Gryllidae*. Une trentaine d'espèces ont été étudiées par HONDA (1926), OHMACHI (1927; 1929_{a, b, c, d}; 1932_{a, b, c}). Or les conclusions de ce dernier auteur sont tout à fait parallèles à celles auxquelles aboutissait la comparaison des chromosomes des Phasmes. Les variations du nombre de ces éléments sont importantes, graduelles, « non arranged as such that each number is the multiples of a standard base number » (1927, p. 453). Les proportions des chromosomes droits et en V varient également. D'une manière générale, taille et nombre sont inversement proportionnels, de telle sorte que, à ce qu'il semble, « the whole amount of the chromatin element... is almost constant... within a certain group » (*ibid.*). Par ailleurs, la forme de l'hétérochromosome est plus liée à la classification : droit chez les *Ecanthinae*, il revêt, chez les *Gryllus* comme chez le *Phobeticus* et le *Phyllium*, bien que plus grêle, « the V-shape, the arm length of which is always turned toward the centre » (*ibid.*, p. 454). Le parallélisme des résultats obtenus chez les Phasmes et les *Gryllidae* est frappant ; mais on peut remarquer de plus que, dans l'ensemble, les nombres trouvés chez ces derniers, sont les moitiés de ceux des Phasmes : dans la liste donnée par OHMACHI (1927), les chiffres extrêmes sont en effet 10 et 26 autosomes ; or on a vu que dans les espèces étudiées plus haut, ils étaient 20 et 52, exactement doubles. Si le nombre maximum trouvé chez les *Gryllidae* doit en réalité être porté à 28 (*Gryllus assimilis* selon BAUMGARTNER, 1904, et *Gryllus campestris* selon OHMACHI, 1929), le rapport n'en reste pas moins remarquable, étant donné le nombre relativement restreint d'espèces connues.

Conclusion.

Si l'on essaye de préciser les affinités des Phasmes avec les autres familles d'Orthoptères, au point de vue de la spermatogenèse, on peut dire d'abord qu'ils se rapprochent des Orthoptères vrais.

Des *Acrididae*, ils s'éloignent par la grande variabilité de leur formule chromosomique et par l'évolution de l'acrosome et du chondriome au cours de la spermiogenèse. À ce dernier point de vue, ils rappellent les *Tettigoniidae*, dont ils se distinguent par la forme de la tête spermatique et les écarts plus grands du nom-

bre des chromosomes. Des *Gryllidae*, les éloigne le comportement du chondriome qui, dans cette famille, s'étire le long du flagelle sans participer à la formation de la pièce intermédiaire ; pour le reste, ils s'en rapprochent beaucoup et les résultats analogues obtenus par l'étude comparée des espèces de ces deux familles, mettent hors de doute leur affinité à ce point de vue.

Malgré cela, les Phasmes se distinguent de tous les autres Orthoptères par un certain nombre de caractères : la vésiculation des chromosomes, souvent nulle, toujours moins indépendante, en particulier pour ce qui concerne l'hétérochromosome ; — l'existence d'un repos postsyndétique ordinairement très accentué ; — le développement de la pièce intermédiaire, mitochondriale, plus grande que dans les autres familles et parfois même plus longue que le noyau.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1. La spermatogenèse a été étudiée chez sept espèces de *Phasmoda* appartenant à quatre tribus différentes, sur des individus d'origine bisexuée.

2. La spermatogenèse de ces espèces comporte les stades préleptotène, leptotène, pachytène, avec centrotaxie, strepsitène, repos postsyndétique, diacinèse; les deux divisions de maturation sont séparées par une interphase.

3. L'hétérochromosome est toujours impair, du type XO, souvent reconnaissable pendant toute la méiose; il passe tout entier à l'un des pôles de la première mitose de maturation et se divise à la seconde.

4. Des différences ont été observées dans le processus de la spermatogenèse des diverses espèces, en ce qui concerne surtout : 1) la durée des divers stades et en particulier du repos postsyndétique; 2) les caractères de la période préleptotène où il peut y avoir écartement ou vésiculation des chromosomes; 3) l'aspect de la centrotaxie; 4) l'accentuation du synizésis et de la « second contraction »; 5) le passage au repos après chacune des divisions de maturation.

5. Des différences plus importantes se rencontrent dans la composition de la garniture chromosomique : 1) le nombre des chromosomes varie de 21 à 53; 2) cette variation ne correspond nullement aux subdivisions de la classification actuelle des Phasmes; 3) leur taille varie également, mais en sens inverse du nombre, en sorte que la masse de chromatine totale reste approximativement constante; 4) les diverses formes, en globules, en bâtonnets, en J, en U, se rencontrent dans les diverses espèces en proportions variables.

6. Même en tenant pour « bivalents » les chromosomes en V, on ne peut ramener les divers nombres de chromosomes à une formule générale qui serait caractéristique du groupe.

7. L'hétérochromosome des Phasmes varie également de taille et de forme; il peut être beaucoup plus grand que les autosomes;

ses caractères d'hétérochromosome : hétéropycnose, hétérosyndèse, hétérocinèse, sont fort nets; il se scinde très tôt au cours de la méiose. Sa nature nucléaire est toujours mise en évidence par la réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck.

8. Dans le *Carausius juvenilis*, un cas de non-disjonction a été observé : l'hétérochromosome peut se diviser à la fin de la première cinèse de maturation; les deux hétérochromosomes-fils ne se disposent pas dans la plaque équatoriale de la seconde mitose et peuvent passer au même pôle fusorial. Dans ce cas, le spermatocyte de premier ordre donne une spermatide ayant deux hétérochromosomes, les trois autres en étant dépourvues.

9. Dans les plaques équatoriales des spermatogonies, on constate une tendance au rapprochement des chromosomes homologues et non à leur disposition gonométrique.

10. L'étude des Phasmes a permis d'apporter quelques éléments de solution à des problèmes plus généraux de cytologie : 1) Certains faits observés plaident en faveur de l'attribution à deux mécanismes différents, de la scission des chromosomes et de leur écartement anaphasique; 2) les divers aspects du synizesis dans les différentes espèces et par les diverses fixations, permettent de voir dans ce stade l'indice d'une labilité réelle des filaments chromatiques à ce moment, labilité qui passe en acte par la mort ou par la fixation; 3, la comparaison des divers aspects de l'interphase postsynédétique fait conclure que, ce n'est pas l'existence de ce stade qui caractérise les Phasmes, mais sa durée ordinairement prolongée et la grande netteté de ses caractères.

11. La spermiogenèse a été étudiée parallèlement par des colorations mitochondriales, des imprégnations métalliques et par des observations vitales.

12. Elle comporte deux phases successives : la première, phase de rotation, pendant laquelle l'acroblaste contourne le noyau et sécrète l'acrosome; la seconde, phase d'étirement, aboutissant généralement à un spermatozoïde à tête droite, « en aiguille », et à flagelle pourvu d'une membrane ondulante hélicoïdale.

13. Le chondriome tassé tout autour du noyau pendant le début de la spermatogenèse, se polarise pendant la période d'accroissement. Dans les spermatocytes, il est dispersé; on y remarque à ce moment des chondriocontes et des éléments fuchsinophiles plus épais (lépidosomes).

14. Dans la spermatide, les chondriocentes se groupent dans la région du centrosome où ils donneront la pièce intermédiaire, sans qu'il y ait formation d'un corps mitochondrial proprement dit ; les lépidosomes forment en partie l'idiozome.

15. Le vacuome, décelable par le rouge neutre, est, dans les spermatides, polarisé en un endroit correspondant au centre de l'idiozome.

16. Les imprégnations métalliques prolongées colorent le chondriome, ainsi que les lépidosomes ; les imprégnations faibles, le vacuome.

17. L'acroblaste, provenant de l'idiozome, est constitué par une portion du vacuome, entourée par des lépidosomes.

18. Chez le *Phyllium bioculatum*, il arrive fréquemment que le cytoplasme des spermatocytes ne se divise pas au cours des mitoses de maturation, ce qui produit des « tétraspermatides » évoluant telles quelles en « tétraspermies ». Puis le cytoplasme, s'écoulant vers l'arrière, se dissocie, mettant en liberté les spermatozoïdes. Des groupements analogues de huit et même de douze noyaux de spermatides dans un cytoplasme commun ont été observés.

19. Les variations de la spermiogénèse dans les diverses espèces étudiées portent en particulier sur la disposition de l'acroblaste et sur la taille de la pièce intermédiaire.

20. La comparaison des techniques utilisées permet de considérer l'acrosome comme formé par la collaboration de lépidosomes (= dictyosomes) et d'éléments vacuolaires. Elle ne permet pas de se prononcer avec certitude sur l'origine des lépidosomes.

21. Aucune différence de taille n'est visible entre les spermatozoïdes ayant ou n'ayant pas un hétérochromosome, ni même entre les noyaux des quatre spermatides provenant du même spermatocyte (tétraspermatides de *Phyllium*).

22. En comparant la spermatogénèse des Phasmes avec celle des autres Insectes, on voit qu'à ce point de vue, ils se rapprochent nettement des autres Orthoptères.

23. Parmi ceux-ci, les caractères de la garniture chromosomique et la spermatogénèse indiquent des affinités plus spéciales avec les *Gryllidæ*.

24. Ils se distinguent pourtant par plusieurs caractères, en particulier par l'existence d'un repos postsyndétique bien marqué, et par les relations du chondriome et de la pièce intermédiaire.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1902. BAUMGARTNER (W. J.). — Spermatid transformations of *Gryllus assimilis*, with special Reference to the Nebenkern. *Kansas Univ. Sci. Bull.*, I, pp. 47-72.
1904. — Some new evidences for the individuality of the chromosomes. *Biol. Bull.*, VIII, pp. 1-23.
1911. — Spermatogenesis in the mole crickets. *Science*, XXXIII, p. 275.
1912. — Spermatogenesis in the *Gryllidae*. *Science*, XXXV, p. 937.
1929. — Die Spermatogenese bei einer Grille, *Nemobius fasciatus*. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, IX, pp. 603-639.
1931. BAUMGARTNER (W. J.) and PAYNE (M. A.). — « Intra vitam » Technic used in Studies on the living Cells of Grasshoppers. *Journ. of Exp. Zool.*, LIX, pp. 359-393.
1928. BÉLAR (K.). — Die cytologischen Grundlagen der Vererbung, pp. 1-412. Berlin.
1929. — Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose. II. Untersuchungen an den Spermatocyten von *Chorthippus (Stenobothrus) lineatus* Panz. *Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen*, CXVIII, pp. 359-485.
1909. BERLESE (A.). — Gli Insetti, Milan.
1932. BORTELONNA (W.) et SAWCZYNSKA (J.). — Les changements de l'appareil de Golgi pendant la spermatogenèse chez *Pyrrhocoris apterus* L. *C. R. Soc. Biol.*, CLX, pp. 817-819.
1920. BOWEN (R. H.). — Studies on insect spermatogenesis. I. The history of the cytoplasmic components of the sperm in *Hemiptera*. *Biol. Bull.*, XXXIX, pp. 316-362.
1922. — On certain features of spermatogenesis in amphibia and insects. *Amer. Journ. of Anat.*, XXX, 25 p.
1924. — Studies on insect spermatogenesis. VI. Notes on the formation of the sperm in Coleoptera and Aptera, with a general discussion of flagellate sperms. *Journ. of Morph.*, XXXIX, pp. 351-413.
- 1928_a. — The methods for the demonstration of the Golgi-apparatus. I. Intra vitam observations. Vital staining. Fresh preparations and tissue cultures. *Anat. Record*, XXXVIII, pp. 293-320.
- 1928_b. — The methods for the demonstration of the Golgi-apparatus. II. Silver and gold methods III. Methods of osmic impregnation. IV. Chromic-osmic stain methods. Miscellaneous fixing and staining methods. Ammonium molybdate methods. *Anat. Record*, XXXIX, pp. 85-136; 231-284; 365-394.
1928. — The idiosomic component. Methods for lipoids. Trophosphonium, lacunome and chromidia. *Anat. Record*, XL, pp. 103-131.
1913. BRIDGES (C. B.). — Non-disjunction of the sex-chromosomes of *Drosophila*. *Journ. of Exp. Zool.*, XV, pp. 587-606.

1907. BRUNELLI (G.). — Contributo alla conoscenza della spermatogenesi negli Ortoteri. *Re. d. R. Accad. dei Lincei*, s. 5, XVI, pp. 799-806.
1909. — La spermatogenesi del *Gryllus desertus* Pall. *Mem. d. R. Accad. dei Lincei*, s. 5, VII, pp. 623-653.
1910. — La spermatogenesi della *Tryxalis*. I. Divisioni spermatogoniale. *Mem. Soc. Ital. Sci.*, s. 3, XVI, pp. 221-236.
1911. — La spermatogenesi della *Tryxalis*. II. Divisioni maturative. *Atti d. Accad. dei Lincei*, s. 5, VII, pp. 633-652.
1908. — BRUNNER VON WATTENWYL (K.) und REDTENBACHER (J.). — Die Insektenfamilie der Phasmiden, 589 p., Leipzig.
1910. BUCHNER (P.). — Von den Beziehungen zwischen Centriol und Bukettstadium. *Arch. f. Zellf.*, V, pp. 215-228.
- 1832-1839. BURMEISTER. — Handbuch der Entomologie. Berlin.
1885. CARNOY (J. B.). — La cytodierèse chez les Arthropodes. *La Cellule*, I, pp. 191-440.
1917. CAROTHERS (E. E.). — The segregation and recombination of homologous chromosomes as found in two genera of *Acrididae* (*Orthoptera*). *Journ. of Morphol.*, XXVIII, pp. 445-521.
1926. — The maturation divisions in relation to the segregation of homologous chromosomes. *Quart. Review of Biology*, I, pp. 419-435.
1931. — The maturation divisions and segregation of heteromorphic homologous chromosomes in *Acrididae* (*Orthoptera*). *Biol. Bull.*, LXI, pp. 324-349.
1925. CHAMBERS (R.). — Etudes de microdissection. IV. Les structures mitochondriales et nucléaires dans les cellules germinales mâles chez la sauterelle. *La Cellule*, XXXV, pp. 106-124.
1922. CHOPARD (L.). — Orthoptères et Dermaptères, 212 p., Paris.
1930. CHUDOKA (S.). — Appareil de Golgi, vacuome et chondriome pendant la spermatogenèse de *Dytiscus marginalis* L. (Coléoptère). *C. R. Soc. Biol.*, CIV, pp. 1094-1095.
- 1933_a. — Sur le développement des chromosomes dans le noyau de la spermatide chez *Tenebrio molitor* (Coléoptère). *C. R. Soc. Biol.*, CXIII, pp. 195-196.
- 1933_b. — Sur la relation entre les résidus fusoriaux et les fibrilles plasmatiques d'une certaine catégorie dans la spermatogenèse chez *Tenebrio molitor* L. (Coléoptère). *C. R. Soc. Biol.*, CXIV, pp. 343-346.
1932. DARLINGTON (C. D.). — The origin and behaviour of chiasmata. V. *Chorthippus elegans*. *Biol. Bull.*, LXIII, pp. 357-367.
1908. DAVIS (H. S.). — Spermatogenesis in *Acrididae* and *Locustidae*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College*, LIII, pp. 59-158.
1927. DEPDOLLA (Ph.). — Die Keimzellenbildung und die Befruchtung bei den Insekten., in SCHRÖDER (C.). — Handbuch der Entomologie, I, pp. 825-1116, Jena.
1913. FAUST (E. C.). — Size dimorphism in adult spermatozoa of *Anasa tristis*. *Biol. Bull.*, XXV, pp. 287-303.
1928. FEYEL (P.). — Contribution à l'étude des constituants de la cellule rénale chez quelques Vertébrés (Amphibiens et Poissons lophobranches). *Arch. Anat. Microsc.*, XXIV, pp. 359-414.
1929. GAMBIER (E.). — Evolution du vacuome au cours de la spermatogenèse et de la spermiogenèse du Discoglosse. *C. R. Soc. Biol.*, CI, pp. 572-576.
1929. — Evolution du chondriome ordinaire et du chondriome actif (lépidosomes) au cours de la spermatogenèse et de la spermiogenèse du Discoglosse. *C. R. Soc. Biol.*, CI, pp. 667-670.

1917. GATENBY (J. B.). — The cytoplasmic inclusions of the germ cells, I. *Lepidoptera*. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, LXII, pp. 407-464.
1929. — Study of Golgi-apparatus and vacuolar system of *Cavia*, *Helix* and *Abraxas* by intra-vital methods. *Proc. Roy. Soc. London*, DCCXXXI, pp. 302-321.
1931. — Induced multiplication and growth of Golgi bodies, and alteration of Nebenkern pattern and nucleolus in *Abraxas grossulariata* spermatogenesis. *Journ. of Exper. Zool.*, LX, pp. 285-308.
1929. GATENBY (J. B.), MUKERJI (R. N.) and WIGDER (S. B.). — The effect of X radiation on the spermatogenesis of *Abraxas grossulariata*. *Proc. Roy. Soc. London*, DCCXXXIX, 446-468.
1909. GÉRARD (P.). — Recherches sur la spermatogénèse chez *Stenobothrus biguttulatus* Linn. *Arch. Biol.*, XXIV, pp. 543-625.
1885. GILSON (G.). — Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. *La Cellule*, I, pp. 1-188.
1910. GHANATA (L.). — Le cinesi spermatogenetische di *Pamphagus marmoratus* Burm. *Arch. f. Zellf.*, V, pp. 182-214.
1933. GRASSÉ (P.) et TUZET (O.). — Sur la structure du spermatozoïde des Méta-zoaires. *C. R. Soc. Biol.*, CXIII, pp. 44-46.
1835. GRAY. — Synopsis of the species of Insects belonging to the family of *Phasmide*, London.
1912. GROSS (J.). — Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung bei Insekten. *Zool. Jahrb. Abt. Phys.*, XXXII, pp. 99-170.
1933. GUILLIERMOND (A.), MANGENOT (G.) et PLANTÉFOL (L.). — Traité de cytologie végétale, 1195 p., Paris.
1906. GUTHERZ (S.). — Zur Kenntniss der Heterochromosomen. *Arch. f. mikr. Anat.*, LXIX, pp. 491-514.
1909. — Weiteres zur Geschichte des Heterochromosoms von *Gryllus domesticus* L. *Sitzber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin*, pp. 410-418.
1929. HELWIG (E. R.). — Chromosomal variations correlated with geographical distribution in *Circotettix verruculatus* (Orthoptera). *Journ. of Morph.*, XLVII, pp. 1-36.
1904. HENNEGUY (F.). — Les Insectes. Morphologie. Reproduction. Embryogénie. Paris.
1928. HIRSCHLER (J.). — Studien über die Plasmakomponenten (Golgi Apparat u. a.) an vital gefärbten männlichen Geschlechtszellen einiger Tierarten. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, VII, pp. 62-82.
1929. — Sur un appareil de Golgi primaire et secondaire dans les spermatozoïdes de *Palomena viridissima* Poda (Rhynchote Pentatomide). *C. R. Soc. Biol.*, CI, pp. 850-852.
- 1932a. — Sur un certain composant plasmatique fibrillaire dans les cellules sexuelles mâles chez les Lépidoptères. *C. R. Soc. Biol.*, CIX, p. 532.
- 1932b. — Sur certaines fibrilles osmiophiles dans les cellules sexuelles mâles chez les Lépidoptères. *C. R. Soc. Biol.*, CIX, p. 1155.
1930. HIRSCHLER (J.) et HIRSCHLEROWA (Z.). — Sur la coexistence de l'appareil de Golgi, du vacuome et des mitochondries dans les cellules sexuelles mâles chez *Gryllus campestris* L. (Orthoptères). *C. R. Soc. Biol.*, CIV, pp. 952-954.
1933. HIRSCHLER (J.) et MONNÉ (L.). — Les granules colorables sur le vivant dans les cellules sexuelles mâles des Mammifères. *C. R. Soc. Biol.*, CXII, pp. 1154-1156.
1930. HIRSCHLEROWA (Z.). — Sur les composants plasmatiques des cellules

- sexuelles mâles chez *Phryganea grandis* L. (Trichoptères). *C. R. Soc. Biol.*, CIV, pp. 1155-1157.
1932. — Sur la présence du fuseau central et du fusome pendant la spermatogenèse de *Phryganea grandis* L. (Trichoptères). *C. R. Soc. Biol.*, CIX, p. 1157.
1926. HONDA (H.). — The chromosome numbers and the multiple chromosomes in *Gryllidae*. *Proc. Imper. Acad.* Tokyo, II, pp. 562-564.
1932. HONDA (H.) and IRIKI (S.). — A short note on the chromosomes of Crickets. *Sci. Rep. Tokyo of the Bunrika Daigaku*, I, pp. 133-135.
1931. HOSSELET (C.). — Contribution à l'étude du chondriome chez les Insectes (Culicides et Phryganides). *Arch. Zool. Expér. et Gén.*, LXXII, pp. 1-273.
1922. HOVASSE (R.). — Différences de propriétés histochimiques entre l'hétérochromosome et les autres chromosomes de *Gryllus domesticus*. *C. R. Soc. Biol.*, LXXXVII, p. 316.
1924. JANSSENS (F. A.). — La chiasmotypie dans les Insectes. Spermatogenèse dans : 1° *Stethophyma grossum* L.; 2° *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt). *La Cellule*, XXXIV, pp. 135-359.
1931. JOHNSON (H.). — Centrioles and other cytoplasmic components of the male germ cells of the *Gryllidae*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, CXL, 115-166.
- 1908_a. JORDAN (H. E.). — The spermatogenesis of *Aplopus mayeri*. *Public. Carnegie Inst. of Washington*, CII, pp. 1-36.
- 1908_b. — The accessory Chromosome in *Aplopus mayeri*. *Anat. Anz.*, XXXII, pp. 284-295.
1932. KARNKOWSKA (Z.). — Les chromosomes dans la spermatogenèse de la puce. *C. R. Soc. Biol.*, CX, pp. 670-671.
1922. KORNHAUSER (S. J.). — Further studies in the cytology of *Anisolabis maritima* Bon. *Anat. Record*, XXIII.
1931. KING (R. L.). — Chromosomes of three species of *Mantidae*. *Journ. of Morph.*, LII, pp. 525-533.
1933. KIRCHNER (Z.). — Comportement de l'appareil de Golgi et du vacuome pendant la spermatogenèse chez *Aphrophora salicis* Sieb. (Hemiptera Homoptera). *C. R. Soc. Biol.*, CXIII, pp. 1293-1295.
1929. KITAO (Z.). — Notizen über die Spermatogenese bei *Oxya japonica* Willemse. *Journ. Coll. Agricult. Tokyo*, X, pp. 129-137.
1924. KOWALSKI (J.). — Les phénomènes de cata- et d'anachromase dans les autosomes et l'hétérochromosome des cinèses spermatogoniales de deux Orthoptères, *Stenobothrus vagans* Fieb. et *Acrotylus insubricus* Scop. *La Cellule*, XXXVI, Volume jubilaire, V. Grégoire.
1931. LUCAS (F. F.) and STARK (M. B.). — A Study of living Sperm cells of certain Grasshoppers by means of the ultra-violet microscope. *Journ. of Morph.*, LII, pp. 91-113.
1900. MAC-CLUNG (C. E.). — The spermatocyte Divisions of the *Acrididae*. *Kans. Univ. Quart.*, IX, pp. 73-100.
1914. — A comparative study of the chromosomes in orthopteran spermatogenesis. *Journ. of Morph.*, XXV, pp. 652-749.
1917. — The multiple chromosomes of *Hesperotettix* and *Mermiria* (Orthoptera). *Journ. of Morph.*, XXIX, pp. 519-604.
1927. — Synapsis and related phenomena in *Mecostethus* and *Leptysmia*. *Journ. of Morph.*, XLIII, pp. 181-266.
- 1928_a. — Differential chromosomes of *Mecostethus gracilis*. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, VII, pp. 756-778.

- 1928_b. — The generic constancy of a particular chromosome in *Mecostethus gracilis*, *lineatus* and *grossus*. *Arch. de Biol.*, XXXVIII, pp. 503-528.
1917. MACHIDA (J.). — The spermatogenesis of an Orthopteron, *Atractomorpha bedeli* Boliv. *Journ. Coll. Agricult. Tokyo*, VI, pp. 215-244.
1931. MAKINO (S.). — The chromosomes of *Diestrammena japonica* Karny (an Orthopteran). *Zool. Mag. Tokyo*, XLIII.
1932. — An unequal pair of idiochromosomes in the tree-cricket *Ecanthus longicauda* Mak. *Journ. Fac. of Sci. Hokkaido Imp. Univ. Zool.*, II, pp. 1-35.
1931. MATTHEY (R.). — Chromosomes de Reptiles : Sauriens, Ophidiens, Chéloniens. L'évolution de la formule chromosomiale chez les Sauriens. *Revue suisse Zool.*, XXXVIII, pp. 117-186.
1932. — Chromosomes de Sauriens : la cinèse hétérotypique et la réduction chromatique chez *Gerrhonotus scincicauda* Gray (= *G. ceruleus* Wiegman). *C. R. Soc. Biol.*, CX, pp. 158-159.
- 1919_a. MOHR (O. L.). — Mikroskopische Untersuchungen und Experimente über den Einfluss der Radiumstrahlen und der Kältewirkung auf die Chromatinreifung und das Heterochromosom bei *Decticus verrucivorus* (male). *Arch. f. mikr. Anat.*, XCII.
- 1919_b. — Studien über die Chromatinreifung der männlichen Geschlechtszellen bei *Locusta viridissima*. *Arch. de Biol.*, XXIX, pp. 579-752.
1905. MONTGOMERY (T. H.). — The spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa* with general Considerations upon Chromosome Reduction and the Heterochromosomes. *Proc. of the Acad. of Nat. Sci. of Philad.*, LVII, pp. 162-205.
1910. — On the dimegalous Sperm and chromosomal Variation of *Euschistus* with Reference to chromosomal Continuity. *Arch. f. Zellf.*, V, pp. 120-145.
1905. MOORE (J. E. S.) and ROBINSON (L. E.). — On the behaviour of the Nucleolus in the Spermatogenesis of *Periplaneta americana*. *Quart. Journ. of micr. Science*, XLVIII, pp. 571-583.
1928. MORGAN (W. P.). — A comparative study of the spermatogenesis of five species of earwigs. *Journ. of Morph.*, XLVI, pp. 241-273.
1929. MORITA (J.). — Notes sur le chromosome accessoire du *Phaneroptera falcata* Poda (Locustid, Orthoptère). *Proc. of Imper. Acad. Tokyo*, V, pp. 90-93.
1909. MORSE (M.). — The nuclear components of the sex cells of four species of cockroaches. *Arch. f. Zellf.*, III, pp. 482-520.
1919. NABOURS (R. K.). — Parthenogenesis and crossing-over in the grouse locust *Apotettix*. *Amer. Nat.*, LIII, pp. 131-142.
1925. — Studies of inheritance and evolution in *Orthoptera*. V. The grouse locust *Apotettix eurycephalus* Hancock. *Agric. Exp. Station Techn. Bull.*, XVII, pp. 1-231.
1929. — The genetics of the *Tettigidae* (the grouse locusts). *Bibliog. genetica*.
1921. OGUMA (K.). — The idiochromosomes of *Mantis*. *Journ. of the Coll. of Agricult. Hokkaido Imper. Univ.*, X.
1927. OHMACHI (F.). — Preliminary note on cytological studies on *Gryllodea*. *Proc. Imp. Acad.*, Tokyo, III, pp. 451-456.
- 1929_a. — On the chromosome-numbers and sex-chromosomes of four species of *Gryllodea*. *Proc. Imp. Acad.*, Tokyo, V, pp. 354-356.
- 1929_b. — A short note on the chromosomes of *Gryllus campestris* L. in com-

- parison with those of *Gryllus mitratus* Burm. *Proc. Imp. Acad.* Tokyo, V, pp. 357-359.
- 1929_c. — A short note on the chromosomes of *Gryllotalpa africana* Pal. *Proc. Imp. Acad.* Tokyo, V, pp. 360-363.
- 1929_d. — A short note on the chromosomes of *Tridactylus japonicus* de Haan and its taxonomical position. *Proc. Imp. Acad.* Tokyo, V, pp. 364-366.
- 1932_a. — On the chromosomes of three species of *Gryllodea*, *Proc. Imp. Acad.* Tokyo, VIII, pp. 197-199.
- 1932_b. — On certain Effects of some Fixatives on the constitution of chromosomes. *Proc. Imp. Acad.* Tokyo, VIII, pp. 200-201.
- 1932_c. — On the homology of Chromosomes between two Species of the genus *Loxoblemmus*. *Proc. Imp. Acad.* Tokyo, VIII, pp. 202-204.
- 1931_a. ORSKA (J.). — Sur un développement atypique du corps mitochondrial chez le mâle (faux bourdon) de l'abeille domestique (*Apis mellifica*, Hyménoptères). *C. R. Soc. Biol.*, CVIII, pp. 680-682.
- 1931_b. — Appareil de Golgi, chondriome et vacuome dans les cellules sexuelles mâles chez l'abeille domestique (*Apis mellifica*, Hyménoptères). *C. R. Soc. Biol.*, CVIII, pp. 1267-1269.
1933. — Sur la syntopie de l'appareil de Golgi et du vacuome dans les cellules sexuelles mâles chez *Cetonia hirtella* (Coleoptera. Lamellicornia). *C. R. Soc. Biol.*, CXIII, pp. 192-194.
- 1906_a. OTTE (H.). — Samenreifung und Samenbildung von *Locusta viridissima*. I. Die Samenreifung. *Zool. Anz.*, XXX, pp. 529-535.
- 1906_b. — II. Samenbildung. *Zool. Anz.*, XXX, pp. 750-754.
1928. PARAT (M.). — Contribution à l'étude morphologique du cytoplasme : chondriome; vacuome (appareil de Golgi); enclaves; etc... *Arch. Anat. microsc.*, XXIV, pp. 73-357.
1929. — Le chondriome actif de la cellule animale et le phénomène de pachynèse. *C. R. Acad. Sci.*, CLXXXVIII, pp. 1517-1518.
1933. — Nomenclature, genèse, structure et fonction de quelques éléments cytoplasmiques des cellules sexuelles mâles. *C. R. Soc. Biol.*, CXII, pp. 1131-1134.
1926. PARAT (M.) et GAMBIER (E.). — L'appareil de Golgi des cellules génitales mâles du Discoglosse et du cobaye. *C. R. Soc. Biol.*, XCIV, p. 748.
1924. PARAT (M.) et PAINLEVÉ (J.). — Constitution du cytoplasme d'une cellule glandulaire : la cellule des glandes salivaires de la larve du Chironome. *C. R. Acad. Sci.*, CLXXIX, p. 543.
1932. PARAT (M.) et WOU-TSENG-CHENG. — Nature et origine des constituants cytoplasmiques de la cellule sexuelle mâle de Notonecte (Hémiptère). *C. R. Soc. Biol.*, CX, pp. 543-546.
1914. PAYNE (F.). — Chromosomal variations and the formation of the first spermatocyte chromosomes in the europæan earwig, *Forficula* sp. *Journ. of Morph.*, XXV, pp. 559-585.
1916. — A study of the germ cells of *Gryllotalpa borealis* and *Gryllotalpa vulgaris*. *Journ. of Morph.*, XXVIII, pp. 287-318.
1924. PEHANI (H.). — Die Reifung der Geschlechtszellen bei Phasmiden. *Biol. Zentralbl.*, XLIV, pp. 422-428.
1925. — Die Geschlechtszellen der Phasmiden zugleich ein Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Phasmiden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, CXXV, pp. 167-238.
1930. PILAWSKI (S.). — Appareil de Golgi, vacuome et chondriome pendant

- la spermatogénèse chez *Phyllobius glaucus* Sc. (Coléoptère, *Curculionidae*). *C. R. Soc. Biol.*, CV, p. 615.
- 1933_r. — Le corps mitochondrial dans la spermatogénèse chez *Cicindela hybrida* L. *C. R. Soc. Biol.*, CXIII, pp. 189-191.
- 1933_b. — Les structures fibrillaires osmiophiles dans la spermatogénèse chez *Cicindela hybrida* L. (*Coleoptera*). *C. R. Soc. Biol.*, CXIV, pp. 346-348.
1929. POLUSZYNSKI (G.). — Vacuome et appareil de Golgi au cours de la spermatogénèse chez la Panorpe (*Panorpa communis* L.). *C. R. Soc. Biol.*, C, pp. 780-782.
1915. ROBERTSON (W. R. B.). — Chromosome Studies. III. Inequalities and deficiencies in homologous chromosomes. Their bearing upon synapsis and the loss of unit characters. *Journ. of Morph.*, XXVI, pp. 109-141.
1916. — Chromosome Studies. I. Taxonomic relationships shown in the chromosomes of *Tettigide* and *Acridide* : V-shaped chromosomes and their significance in *Acridide*, *Locustide* and *Gryllide* ; chromosomes and variation. *Journ. of Morph.*, XXVII, pp. 179-332.
1917. — Chromosome Studies. IV. A deficient supernumerary accessory chromosome in a male of *Tettigidea parvipennis*. *Kans. Univ. Sci. Bull.*, X, pp. 275-283.
1925. — The Chromosomes of Nabours parthenogenetically produced *Tettigide*. *Proc. Amer. Soc. Zool.*, Decemb.
1930. — Chromosome Studies. V. Diploidy and persistent chromosome relations in partheno-produced *Tettigide* (*Apotettix eurycephalus* and *Paratettix texanus*). *Journ. Morph.*, L, pp. 209-257.
1931. — Chromosome Studies. II. Synapsis in the *Tettigidae*, with special reference to the presynapsis split. *Journ. of Morph.*, LI, pp. 119-145.
1890. SABATIER (A.). — De la spermatogénèse chez les Locustides. *C. R. Acad. Sci.*, CXI, pp. 797-799.
1913. SCHELLENBERG (A. A.). — Das accessorische Chromosom in den Samenzellen der Locustide *Diestrammena marmorata* de Hahn. *Arch. f. Zellf.*, XI, pp. 489-514.
1921. SEILER (J.). — Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. II Die Chromosomen Zyklen von *Fumea casta* und *Taleporia tubulosa*. « Non-disjunktion der Geschlechtschromosomen ». *Arch. f. Zellf.*, XVI, pp. 19-46.
- 1901_a. SINÉTY (R. de). — Cinèses spermatocytiques et chromosome spécial chez les Orthoptères. *C. R. Acad. Sci.*, CXXIII, pp. 823-826.
- 1901_b. — Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. *La Cellule*, XIX, pp. 1-164.
1932. STEPOVE (J.). — Etude sur le plasmosome et les chromosomes sexuels dans la spermatogénèse de *Nepa cinerea* et *Naucoris cimicoides* (Application de la méthode nucléaire de Feulgen-Rossenbeck). *Arch. de Zool. Exp. et Gén.*, LXXII, pp. 577-592.
1900. SUTTON (W. S.). — The spermatogonial Divisions in *Brachystola magna*. *Kans. Univ. Quart.*, IX, pp. 135-160.
1902. — On the Morphology of the Chromosome-Group in *Brachystola magna*. *Biol. Bull.*, IV, pp. 24-39.
1932. SUZUKI (K.). — Preliminary Note on the Chromosome Alterations by X-rays in *Loxoblemmus arietulus*, a species of Grylloid Family. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, VIII, pp. 521-523.
1933. — The variation of Chromosome-Number in *Loxoblemmus arietulus*, a species of Grylloid Family. *Proc. Imp. Acad.*, IX, pp. 330-332.

1931. TATEISHI (S.). — On the chromosome variations of Formosan large crickets. *Journ. Soc. Trop. Agr. Taihotu Imp. Univ.*, III.
1930. TUZET (O.). — Recherches sur la spermatogenèse des Prosobranches. *Arch. de Zool. Exp. et Gén.*, LXX, pp. 95-229.
1929. VARDÉ (V. P.). — L'hétérochromosome et le nucléole dans les spermatocytes du Criquet italien (*Calliptamus italicus* L.). *C. R. Soc. Biol.*, CII, pp. 924-925.
1927. VERNE (J.). — La détection histochimique des nucléines. *Bull. d'Hist. appliquée*, IV, Bull. technique, 13 p.
1914. VOINOV (D. N.). — Recherches sur la spermatogenèse du *Gryllotalpa vulgaris* Latr. *Arch. de Zool. Exp. et Gén.*, LIV, pp. 439-499.
1925. — Les éléments sexuels de *Gryllotalpa vulgaris* Latr. *Arch. de Zool. Exp. et Gén.*, LXIII, pp. 437-523.
1927. — Le vacuome et l'appareil de Golgi dans les cellules génitales mâles de *Notonecta glauca*. *Arch. de Zool. Exp. et Gén.*, LXVII, pp. 1-22.
1929. — Mécanisme sécrétoire des cellules. *C. R. Soc. Biol.*, CI, pp. 323-325.
1907. WASSILIEFF (H.). — Die Spermatogenese von *Blatta germanica*. *Arch. f. mikr. Anat.*, LXX, pp. 1-42.
1916. WENRICH (D. H.). — The spermatogenesis of *Phrynotettix magnus* with special reference to synapsis and the individuality of the chromosomes. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, LX, pp. 57-133.
1917. — Synapsis and chromosome organization in *Chorthippus* (*Stenobothrus*) *curtipennis* and *Trimerotropis suffusa* (Orthoptères). *Journ. of Morph.*, XXIX, pp. 471-518.
1909. WILSON (E. B.). — Studies on chromosomes. V. The chromosomes of *Metapodius*, a contribution to the hypothesis of genetic continuity of chromosomes. *Journ. of Exp. Zool.*, VI, pp. 147-205.
1925. — The Cell in development and heredity, 1232 p., New-York.
1927. WINIWARTER (H. de). — Etude du cycle chromosomique chez diverses races de *Gryllotalpa gryll.* L. *Arch. de Biol.*, XXXVII, pp. 515-572.
1931. — Evolution de l'hétérochromosome chez *Tettigonia* (*Decticus*) *albifrons* Fabr.. *Arch. de Biol.*, XLII, pp. 201-228.
1933. WINTREBERT (P.). — La fonction enzymatique de l'acrosome spermien du Discoglosse. *C. R. Soc. Biol.*, CXII, pp. 1636-1639.
1915. WOOLSEY (C. E.). — Linkage of chromosomes correlated with reduction in numbers among the species of a genus, also within a species of the *Locustidae*. *Biol. Bull.*, XXVIII, pp. 163-186.
1915. ZELENY (C.) and FAUST (E. C.). — Size dimorphism in the spermatozoa from single testes. *Journ. of Exp. Zool.*, XVIII, pp. 187-240.
1915. — Dimorphism in size of spermatozoa and its relation to the chromosomes. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, I, pp. 91-94.
1915. ZELENY (C.) and SENAY (C. T.). — Variation in head length of spermatozoa in seven additional species of Insects. *Journ. of Exp. Zool.*, XIX, pp. 505-514.
1906. ZWEIGER (H.). — Die Spermatogenese von *Forficula auricularia* L. *Zool. Anz.*, XXX, pp. 220-226.
-

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION	1
1. — Objet du travail	1
2. — Etat de la question	2
3. — Espèces étudiées	3
4. — Techniques	3
5. — Plan du travail	4
6. — Termes employés pour désigner les stades	5

PREMIÈRE PARTIE

ÉVOLUTION DU NOYAU DURANT LA MÉIOSE

CHAPITRE PREMIER. — Étude des espèces	7
I. — <i>PHOBATICUS SINETYI</i>	7
1. — Spermatogonies secondaires	7
A. — Noyaux au repos	7
B. — Dernières divisions spermatogoniales	8
2. — Période d'accroissement	12
A. — Préleptotène	12
B. — Leptotène	13
C. — Zygotène	14
D. — Pachytène	15
E. — Strepsitène	15
F. — Repos postsyndétique	16
3. — Divisions de maturation	17
A. — Diacinèse	17
B. — Première division	19
C. — Spermatocytes de second ordre	20
D. — Seconde division	21
E. — Spermatides	22
Conclusions de l'étude du <i>Phobaticus sinetyi</i>	23
II. — <i>PARASOMIA PARVA</i>	24
1. — Spermatogonies	24
2. — Période d'accroissement	26
3. — Divisions de maturation	28
III. — <i>MENEXENUS SEMIARMATUS</i>	30
1. — Divisions spermatogoniales ; formule diploïde	30
2. — Période d'accroissement	32
3. — Divisions de maturation	33

	Pages
IV. — <i>CARAUUSIUS JUVENILIS</i>	36
1. — Divisions spermatogoniales; formule diploïde	37
2. — Période d'accroissement	37
3. — Divisions de maturation	38
4. — Non-disjonction de l'hétérochromosome	39
A. — Faits observés	39
B. — Conséquences de la non-disjonction	41
C. — Comparaison avec les cas déjà connus de non-disjonction	42
V. — <i>PHYLLIUM BIOCULATUM</i>	44
1. — Dernières divisions spermatogoniales	44
2. — Période d'accroissement	45
VI. — <i>GREENIA ROTUNDATO-LOBATUS</i>	51
1. — Divisions spermatogoniales	51
2. — Période d'accroissement et divisions de maturation	52
VII. — <i>SIPYLODEA PANETIUS</i>	55
1. — Dernières divisions spermatogoniales	55
2. — Période d'accroissement	56
3. — Divisions de maturation	58
 CHAPITRE II. — Comparaison des espèces; discussions	 62
I. — COMPARAISON DES ESPÈCES	62
1. — Le processus de la spermatogenèse en général	62
A. — Chez les espèces étudiées	62
B. — Comparaison avec les travaux antérieurs	64
2. — Nombre, taille et forme des chromosomes	65
A. — Nombre des chromosomes	66
B. — Taille des chromosomes	67
C. — Forme des chromosomes; signification des chromosomes en V	69
3. — L'hétérochromosome	75
A. — Présence constante d'un hétérochromosome unique	76
B. — Variations de forme de l'hétérochromosome selon les espèces	76
C. — Évolution de l'hétérochromosome pendant la spermatogenèse	78
D. — Caractères de l'hétérochromosome	79
 II. — DISCUSSIONS	 85
1. — La gonométrie	85
A. — Théorie de ROBERTSON	85
B. — La gonométrie chez les Phasmes d'origine bisexuée	86
2. — Mécanisme de la mitose	88
A. — Théorie de BÉLAR	88
B. — Faits fournis par l'étude des Phasmes en faveur de cette théorie	88

	Pages
3. — Le synizesis	90
4. — L'interphase postsyndétique	92
A. — Caractères de ce stade chez les Phasmes	93
B. — Est-il spécial aux Phasmes?	93
C. — Signification de ce stade	94

DEUXIÈME PARTIE

ÉVOLUTION DES ÉLÉMENTS CYTOPLASMIQUES: SPERMIOGENÈSE

CHAPITRE PREMIER. — Étude des espèces	97
I. — PHOBETICUS SINETYI	97
1. — Colorations à l'hématoxyline	97
2. — Colorations mitochondriales à la fuchsine	100
A. — Durant la méiose	100
B. — Pendant la spermiogenèse	102
3. — Imprégnations métalliques	104
4. — Observations vitales	105
II. — AUTRES ESPÈCES	107
1. — <i>Parasosibia parva</i>	108
2. — <i>Meneceus semiaratus</i>	108
3. — <i>Carausius juvenilis</i>	109
4. — <i>Greenia rotundato-lobatus</i>	110
5. — <i>Sipyloidea panotius</i>	110
6. — <i>Phyllium bioculatum</i>	111
CHAPITRE II. — Comparaison des espèces: discussions.	115
I. — COMPARAISON DES ESPÈCES	115
1. — Variations de taille des constituants cytologiques de la spermie.	115
2. — Variations dans la forme et le comportement de l'acroblaste	117
II. — COMPARAISON DES TECHNIQUES; INTERPRÉTATION DE LA SPERMIOGENÈSE	118
1. — Formation de la pièce intermédiaire	118
2. — Formation de l'acrosome	119
3. — Résumé de l'interprétation de la spermiogenèse	120
III. — CONFRONTATION AVEC LES THÉORIES ACTUELLES SUR LA SPERMIOGENÈSE	121
1. — Théories actuelles sur la spermiogenèse	121
A. — Théorie de la sécrétion de l'acrosome par l'appareil de Golgi.	122
B. — Théories admettant une action du vacuome dans la sécrétion de l'acrosome	123
2. — La spermiogenèse des Phasmes et ces théories	124

	Pages
IV. — LA DIMÉGALIE DES SPERMATOZOÏDES	126
1. — Etat de la question	126
2. — La dimégalie existe-t-elle chez les Phasmes ?	127

TROISIÈME PARTIE

COMPARAISON AVEC LA SPERMATOGENÈSE
DES AUTRES ORTHOPTÈRES

I. — CARACTÈRES DE LA SPERMATOGENÈSE DES INSECTES AUTRES QUE LES ORTHOPTÈRES	129
II. — LA SPERMATOGENÈSE CHEZ LES ORTHOPTÈRES	131
1. — Etat de la question	131
2. — Classification utilisée	132
3. — Comparaison de la spermatogenèse des Phasmes avec celle des autres Orthoptères	133
A. — Les Dermaptères	133
B. — Les <i>Blattidæ</i>	133
C. — Les <i>Mantidæ</i>	134
D. — Les <i>Acrididæ</i> et <i>Tettigidæ</i>	134
E. — Les <i>Tettigoniidæ</i>	136
F. — Les <i>Gryllidæ</i>	137
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	141

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1^o Le système vacuolaire chez les végétaux.

2^o Le Jurassique des falaises du Boulonnais.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 25 janvier 1934.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

PLANCHE I

PLANCHE I

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Spermatogenèse des Phasmes : métaphases spermatogoniales.

(Fixation au Flemming faible. Hématoxyline ferrique). $\times$ 5,500 environ

1. *Parasosibia parva*.
 2. *Phobæticus sinetyi*.
 3. *Meneæxenus semiarmatus*.
 4. *Carausius juvenilis*.
 5. *Phyllium bioculatum*.
 6. *Greenia rotundato-lobatus*.
 7. *Sipyloidea panætius*.
-



M. Favrelle, del.

Spermatogenèse des Phasmes.

PLANCHE II

EXPLICATION DE LA PLANCHE II

Spermatogenèse des Phasmes : Photographies.

(Figures 8 à 10, fixation au Flemming faible ; hématoxyline ferrique).

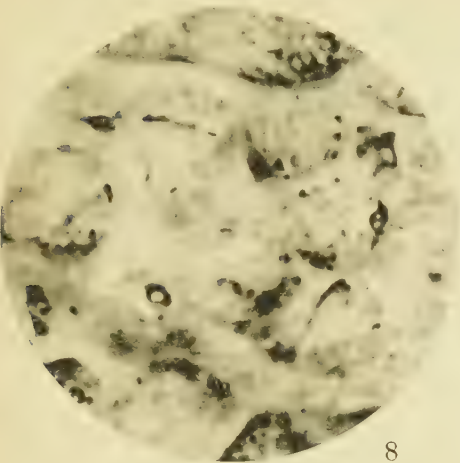
8. *Phobæticus sinelyi*. — Cyste dont les cellules sont en repos postsyndétique ; hétérochromosome très coloré revêtant des formes variées ; autres filaments chromatiques peu distincts.

Fig. 9 et 10. — *Carausius juvenilis*. — Non-disjonction.

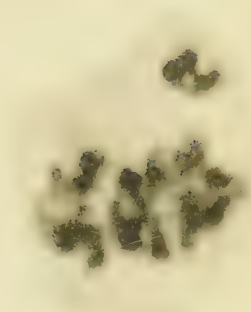
9. Division de l'hétérochromosome avant l'anaphase de la première cinèse de maturation. On peut voir aussi la disposition des tétrades condensées.
10. Métaphase de la seconde cinèse de maturation ; les deux hétérochromosomes en position atypique.

(Figures 11 à 13, fixation au Bouin-Allen ; hémalum-orange G ; frottis de *Phyllium bioculatum*).

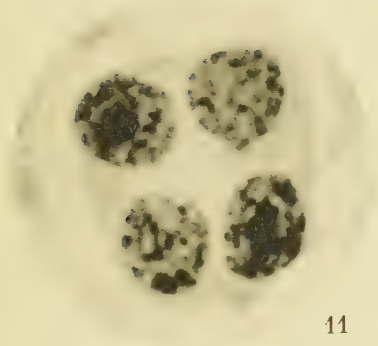
11. Tétraspermatides ; l'hétérochromosome est visible dans deux noyaux.
12. TétraspERMIES ; on ne voit que la naissance du gros prolongement cytoplasmique renfermant les flagelles.
13. Groupe de douze noyaux de spermatides, dont six avec hétérochromosome dans un cytoplasme commun.
-



8



9



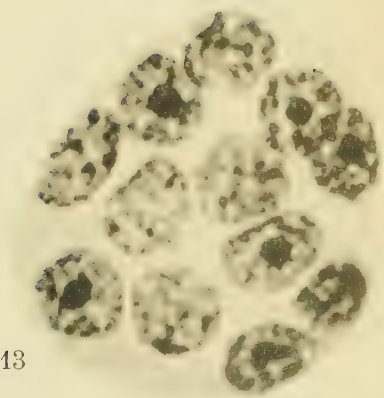
11



10



12



13

Favrelle phot.

Spermatogenèse des Phasmes

PLANCHE III

EXPLICATION DE LA PLANCHE III

Spermiogénèse des Phasmes : *Phobaeticus sinetyi*.

(Fixation au B. O. S. U. Col. Altmann modifié par Hollande). $\times$ 3.300 environ

14. Repos postsyndétique avec l'un des aspects les plus caractéristiques de l'hétérochromosome.
15. Spermatocyte avec chondriocontes dispersés, lépidosomes et idiozome.
16. Spermatide avec centrosome en filament, dressé, et idiozome à centre clair.
17. Spermie après étirement; acrosome distinct surmonté d'une coiffe azurophile; pièce intermédiaire volumineuse et de part et d'autre de celle-ci, dans le cytoplasme, éléments résiduels (Frottis).
18. Spermie après écoulement du cytoplasme le long du flagelle (Frottis).
19. Spermie plus avancée; le noyau est entouré d'une gaine fuchsinophile; la coiffe est encore visible; en fait, à ce stade, l'acrosome est encore reconnaissable à sa teinte plus brillante (Frottis).



14



15



16



17



18



19

Favrelle pinx

Spermiogenèse de *Phobæticus sinetyi*

